

SÉRIE A, 1223

N<sup>o</sup> D'ORDRE :

2091

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel ABELOOS

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ  
ASSISTANT A LA SORBONNE

1<sup>re</sup> THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA CROISSANCE  
ET LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LES PLANAIRES.

2<sup>e</sup> THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

2 DEC 1929

Soutenues le 2 novembre 1929 devant la Commission d'examen.

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { L. BERTRAND.  
COMBES.

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique  
105, Boulevard Raspail

1929



SÉRIE A, 1223

N° D'ORDRE :

2091

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Marcel ABELOOS

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ  
ASSISTANT A LA SORBONNE

---

1<sup>re</sup> THÈSE. — RECHERCHES EXPÉRIMENTALES SUR LA CROISSANCE  
ET LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LES PLANAIRES.

2<sup>e</sup> THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 2 DECEMBRE 1929  
novembre 1929 devant la Commission d'examen.

---

Président : MM. CAULLERY.

Examineurs { L. BERTRAND.  
COMBES.

---

PARIS

Edition du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique  
405, Boulevard Raspail

1929

# FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

*Doyen*..... G. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

*Doyens honoraires*... P. APPELL, M. MOLLIARD.

|                             |   |                  |              |
|-----------------------------|---|------------------|--------------|
| <i>Profess. honoraires.</i> | { | A. JOANNIS       | A. LEDUC.    |
|                             |   | H. LE CHATELIER. | R. DONGIER.  |
|                             |   | H. LEBESGUE.     | E. HEROUARD. |
|                             |   | A. FERNBACH.     |              |

|                          |                                        |                               |                                           |
|--------------------------|----------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------------|
| <i>Professeurs</i> ..... | {                                      | ÉMILE PICARD.....             | Analyse supér. et algèbre supérieure.     |
|                          |                                        | G. KOENIGS.....               | Mécanique physique et expérimentale       |
|                          |                                        | E. GOURSAT.....               | Calcul différentiel et calcul intégral.   |
|                          |                                        | P. JANET.....                 | Electrotechnique générale.                |
|                          |                                        | F. WALLERANT.....             | Minéralogie.                              |
|                          |                                        | P. PAINLEVÉ.....              | Mécanique anal. et mécanique céleste.     |
|                          |                                        | GABRIEL BERTRAND              | Chimie biologique.                        |
|                          |                                        | M <sup>me</sup> P. CURIE..... | Physique générale et radioactivité.       |
|                          |                                        | M. CAULLERY.....              | Zoologie (Evolution des êtres organisés)  |
|                          |                                        | G. URBAIN.....                | Chimie générale.                          |
|                          |                                        | ÉMILE BOREL.....              | Calcul des probabilités et phys. mathém.  |
|                          |                                        | L. MARCHIS.....               | Aviation.                                 |
|                          |                                        | JEAN PERRIN.....              | Chimie physique.                          |
|                          |                                        | RÉMY PERRIER.....             | Zoologie (Enseignement P. C. N.).         |
|                          |                                        | H. ABRAHAM.....               | Physique.                                 |
|                          |                                        | M. MOLLIARD.....              | Physiologie végétale.                     |
|                          |                                        | E. CARTAN.....                | Géométrie supérieure.                     |
|                          |                                        | L. LAPICQUE.....              | Physiologie générale.                     |
|                          |                                        | E. VESSIOT.....               | Théorie des fonct. et th. des transf.     |
|                          |                                        | A. COTTON.....                | Physique générale.                        |
|                          |                                        | J. DRACH.....                 | Application de l'analyse à la géométrie.  |
|                          |                                        | CHARLES FABRY.....            | Physique.                                 |
|                          |                                        | CHARLES PÉREZ.....            | Zoologie.                                 |
|                          |                                        | LÉON BERTRAND.....            | Géolog. structurale et géolog. appliquée. |
|                          |                                        | R. LESPIEAU.....              | Théories chimiques.                       |
|                          |                                        | E. RABAUD.....                | Biologie expérimentale.                   |
|                          |                                        | P. PORTIER.....               | Physiologie comparée.                     |
|                          |                                        | E. BLAISE.....                | Chimie organique.                         |
|                          |                                        | P.-A. DANGEARD.....           | Botanique.                                |
|                          |                                        | P. MONTEL.....                | Mécanique rationnelle.                    |
|                          |                                        | P. WINTREBERT.....            | Anatomie et histologie comparées.         |
|                          |                                        | O. DUBOSQ.....                | Biologie maritime.                        |
|                          |                                        | G. JULIA.....                 | Mathématiques générales.                  |
|                          |                                        | A. MAILHE.....                | Etude des combustibles.                   |
|                          |                                        | L. LUTAUD.....                | Géogr. physique et géol. dynamique.       |
| EUGÈNE BLOCH.....        | Physique théorique et phys. céleste.   |                               |                                           |
| HENRI VILLAT.....        | Mécanique des fluides et applications. |                               |                                           |
| CH. JACOB.....           | Géologie.                              |                               |                                           |
| P. PASCAL.....           | Chimie minérale.                       |                               |                                           |
| LÉON BRILLOUIN.....      | Théories physiques.                    |                               |                                           |
| V. AUGER.....            | Chimie appliquée.                      |                               |                                           |
| N.....                   | Astronomie.                            |                               |                                           |



|                  |                        |                   |                                           |
|------------------|------------------------|-------------------|-------------------------------------------|
| E. PÉCHARD.....  | Chimie (Ens. P. C. N.) | L. JOLEAUD.....   | Paléontologie.                            |
| M. GUICHARD..... | Chimie minérale.       | M. JAVILLIER..... | Chimie biologique.                        |
| A. GUILLET.....  | Physique.              | A. DUFOUR.....    | Physique (P. C. N.).                      |
| G. MAUGUIN.....  | Minéralogie.           | F. PICARD.....    | Zoologie (Evolution des êtres organisés). |
| L. BLARINGHEM    | Botanique              |                   |                                           |
| A. MICHEL-LÉVY   | Pétrographie.          | ROBERT-LÉVY.....  | Zoologie.                                 |
| A. DEREIMS.....  | Géologie.              | L. DUNOYER.....   | Optique appliquée.                        |
| A. DENJOY.....   | Calcul diff. et int.   | A. GUILLIERMOND   | Botanique (P. C. N.).                     |
| H. BENARD.....   | Physique (P. C. N.);   | A. DEBIERNE.....  | Radioactivité.                            |
| E. DARMOIS.....  | Physique.              | M. FRECHET.....   | Calcul des probabilités et phys. mathém.  |
| G. BRUHAT.....   | Physique.              |                   |                                           |
| H. MOUTON.....   | Chimie physique.       |                   |                                           |

*Secrétaire*..... A. PACAUD

A MA FEMME



Digitized by the Internet Archive  
in 2026

Marcel ABELOOS

Agrégé de l'Université,  
Assistant à la Sorbonne.

## RECHERCHES EXPÉRIMENTALES

SUR LA

## CROISSANCE ET LA RÉGÉNÉRATION

### CHEZ LES PLANAIRES

(Avec 30 figures dans le texte).

#### SOMMAIRE

|                                                                                                                                | Pages |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|
| INTRODUCTION . . . . .                                                                                                         | 3     |
| PREMIÈRE PARTIE : LA CROISSANCE ET SA RÉVERSIBILITÉ. . .                                                                       | 8     |
| CHAPITRE I. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA CROISSANCE<br>PONDÉRALE . . . . .                                                      | 8     |
| 1) Les conditions internes de la croissance . . . . .                                                                          | 10    |
| 2) La croissance et les conditions externes . . . . .                                                                          | 25    |
| CHAPITRE II. — PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIO-<br>LOGIQUES ACCOMPAGNANT LE DÉVELOPPEMENT POST-EM-<br>BRYONNAIRE . . . . . | 37    |
| 1) Modifications morphologiques accompagnant la croissance                                                                     | 37    |
| 2) La ponte des cocons et les facteurs qui la déterminent .                                                                    | 42    |
| 3) La phase de sénilité . . . . .                                                                                              | 44    |
| CHAPITRE III. — LA RÉVERSIBILITÉ DE LA CROISSANCE :<br>RAJEUNISSEMENT PAR LE JEUNE ET PAR LA RÉGÉNÉRA-<br>TION. . . . .        | 51    |
| 1) Les caractéristiques des individus réduits par le jeune. .                                                                  | 51    |
| 2) La croissance chez les animaux réduits par le jeune . .                                                                     | 53    |
| 3) La croissance chez les animaux régénérés . . . . .                                                                          | 55    |
| Résumé de la Première Partie . . . . .                                                                                         | 57    |
| DEUXIÈME PARTIE : ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA RÉGÉNÉRA-<br>TION. — CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES . . . . .                        | 59    |
| CHAPITRE IV. — LA RÉGÉNÉRATION A PARTIR DE SECTIONS<br>TRANSVERSALES . . . . .                                                 | 66    |
| 1) La régénération aux différents niveaux de l'axe antéro-<br>postérieur . . . . .                                             | 66    |
| 2) La régénération de fragments de différentes tailles . .                                                                     | 82    |

|                                                                                 |     |
|---------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE V. — L'INFLUENCE DE DIVERS FACTEURS SUR LA RÉGÉNÉRATION . . . . .      | 91  |
| 1) La régénération aux différents stades de la croissance . . . . .             | 94  |
| 2) L'influence des conditions de nutrition sur la régénération . . . . .        | 96  |
| 3) Régénérations successives . . . . .                                          | 99  |
| 4) L'influence des conditions externes . . . . .                                | 104 |
| CHAPITRE VI. — LA RÉGÉNÉRATION A PARTIR DE SECTIONS NON TRANSVERSALES . . . . . | 107 |
| 1) La régénération latérale . . . . .                                           | 107 |
| 2) La régénération à partir de sections obliques . . . . .                      | 119 |
| Résumé de la Deuxième Partie . . . . .                                          | 122 |
| CONCLUSIONS GÉNÉRALES. . . . .                                                  | 125 |
| 1) Croissance. . . . .                                                          | 125 |
| 2) Sénilité et rajeunissement . . . . .                                         | 126 |
| 3) Régénération. . . . .                                                        | 127 |
| RÉSUMÉ DU MÉMOIRE . . . . .                                                     | 136 |
| INDEX BIBLIOGRAPHIQUE . . . . .                                                 | 138 |

## INTRODUCTION

L'objet principal de ce mémoire est le phénomène de régénération, envisagé dans son sens le plus large, comme la reprise des phénomènes du développement chez un organisme qui les a déjà subis une première fois. Ce phénomène présente une extension considérable chez les Planaires Triclades. Un fragment découpé dans une Planaire adulte est susceptible de se transformer en un organisme complet, paraissant identique à un jeune produit par voie sexuée : c'est la régénération proprement dite. D'autre part, une Planaire adulte, soumise à un jeûne prolongé, subit une réduction de taille très considérable qui la rend semblable à un individu récemment éclos d'un cocon, et paraissant capable de se développer à nouveau.

Ces faits remarquables posent un important problème de biologie générale, celui de la *réversibilité du développement*. Le petit organisme provenant de la réduction d'une Planaire adulte ou de la régénération d'un fragment est-il identique par sa morphologie, par ses propriétés physiologiques et ses potentialités évolutives, à un jeune individu provenant du développement d'un œuf ? Autrement dit, l'inanition et la régénération ont-elles pour résultat un véritable *rajeunissement* de l'organisme ?

Pour résoudre ce problème, j'ai d'abord entrepris une étude complète des lois de la *croissance* normale chez des individus produits par voie sexuée, en vue d'une comparaison avec la croissance d'animaux produits par régénération ou préalablement réduits par le jeûne.

La considération de certaines caractéristiques morphologiques ou physiologiques qui varient au cours de la croissance m'a permis de comparer des individus pris à divers stades du développement normal à des individus de même taille en voie de réduction par le jeûne.

Enfin, j'ai été conduit à considérer comme des manifestations

de la *sénilité* certains phénomènes constatés à la fin du développement. J'ai cherché dans quelle mesure l'inanition ou la régénération pouvaient faire disparaître ces caractères de sénilité.

Dans la seconde partie de ce travail, j'ai repris une étude d'ensemble des phénomènes de la régénération dans des fragments de types très variés. Je me suis inspiré dans cette étude des points de vue fondamentaux de la « mécanique du développement ». Les résultats obtenus m'ont conduit à une conception de l'individualité qui présente un certain nombre de points communs avec la théorie des « gradients axiaux » de CHILD.

Ces recherches ont été entièrement effectuées au Laboratoire d'Evolution des Etres organisés, à la Sorbonne, pendant les années 1925-1929.

Je tiens à exprimer ici ma profonde reconnaissance à mon maître, M. le Professeur CAULLERY, qui m'y a agréé comme assistant et n'a cessé de m'aider de ses conseils et de ses encouragements bienveillants. L'idée première de ces recherches m'a été suggérée par les leçons qu'il a consacrées à la Régénération en 1924. C'est grâce à lui si ce travail a pu être mené à bien, grâce à sa longue expérience des problèmes biologiques qu'il a constamment mise à ma disposition, et grâce aux ressources dont il a su doter le Laboratoire d'Evolution.

J'exprime aussi toute ma reconnaissance à mes maîtres de l'Ecole Normale Supérieure, — notamment à M. le Professeur ROBERT-LÉVY et à M. M. PRENANT, — à qui je dois ma première formation de naturaliste et mon initiation à la recherche scientifique.

M. le Professeur F. PICARD a toujours porté de l'intérêt à mes recherches et je l'en remercie ici bien vivement.

J'adresse aussi tous mes remerciements à M. le Professeur TERROINE qui m'a fourni de précieux renseignements au moment où j'entreprenais ces recherches.

Je prie la CAISSE DES RECHERCHES SCIENTIFIQUES d'agréer mes remerciements pour la subvention qu'elle m'a accordée.

Je ne saurais oublier ici tous mes collègues et amis, — en particulier M. M. AVEL et M. G. TEISSIER, — avec lesquels, au cours de conversations, j'ai discuté bien des résultats et des idées exposés dans ce travail. M. M. LECAMP m'a fourni son

concours pour certaines expériences. Je les remercie tous ici bien cordialement.

Je tiens aussi à rendre hommage aux talents de M. J. GATELIER, chef d'atelier au Laboratoire d'Evolution, qui m'a été d'un grand secours pour des installations variées, et qui a, à plusieurs reprises, pris soin de mes élevages.

Enfin, j'adresse mes remerciements à la DIRECTION DU *Bulletin Biologique*, qui a bien voulu accepter le présent mémoire dans son périodique.

### Matériel.

Toutes les expériences relatées dans ce mémoire ont porté sur une espèce de Planaire Triclade, *Planaria gonocephala* DUGÈS.

Il est essentiel, dans toute recherche de biologie expérimentale, de disposer d'un matériel abondant en toute saison. *Pl. gonocephala*, bien qu'elle soit une espèce commune, est moins ubiquiste que d'autres Planaires, mais, étant donnée sa résistance, elle se prêtait particulièrement bien aux expériences que j'avais en vue. D'autre part, j'ai eu à ma disposition un gisement de *Pl. gonocephala* d'une richesse tout à fait exceptionnelle, dont l'existence m'avait été obligeamment indiquée par mon collègue et ami M. AVEL.

Ce gisement se trouve dans un ruisseau permanent à cours assez rapide, prenant sa source sur le territoire de Voisenon, aux environs de Melun. Après sa sortie du village, ce ruisseau traverse un lieu servant de dépotoir, et la faune est à cet endroit particulièrement riche, notamment en Gammarès, qui constituent vraisemblablement la nourriture naturelle des Planaires. J'ai pu en toute saison, en retournant les pierres qui garnissent le lit du ruisseau, effectuer des récoltes abondantes, me procurant, en une heure ou deux, près d'un millier de Planaires.

C'est de cette station que proviennent presque tous les animaux qui ont servi à mes expériences. J'ai utilisé cependant des animaux provenant de quelques autres stations des environs de Paris, notamment ceux qui m'ont été apportés des environs de Corbeil par M. RAUCOURT, ingénieur à la Poudrerie du Bouchet, que je remercie ici bien cordialement.

J'ai utilisé pour l'ensemble de ce travail plusieurs milliers d'animaux.

Il existe une forme décrite sous le nom de *Pl. subtentaculata* DRAPARNAUD, connue du Midi de la France et de quelques points de l'Europe méridionale, qui a été considérée par VANDEL (1925) comme une simple variété de *Pl. gonocephala*, et qui présente un mode de reproduction asexuée par scissiparité, semblable à celui qui est bien connu pour d'autres espèces de Planaires (Cf. VANDEL, 1921). Les animaux que j'ai étudiés, bien qu'ils aient été soumis expérimentalement à des conditions de milieu et à des traumatismes très variés; n'ont jamais présenté les phénomènes caractéristiques de la reproduction par scission. On doit donc considérer avec VANDEL *Pl. gonocephala* et *Pl. subtentaculata* comme deux formes génotypiquement distinctes.

#### Techniques.

Mes élevages ont été effectués dans des cristallisoirs remplis d'eau de source et recouverts de plaques de verre. L'eau était simplement renouvelée assez fréquemment. La nourriture était constituée, dans toutes mes expériences, par des Lombriciens (*Lumbricus* et *Allolobophora*), qui étaient préalablement coupés en tronçons et lardés de coups de ciseaux. Après chaque repas, l'eau était toujours renouvelée et le cristallisoir soigneusement nettoyé.

Ces conditions d'élevage, bien que très différentes des conditions naturelles de vie de l'espèce, se sont montrées favorables : j'ai pu obtenir tout le cycle du développement et la reproduction et conserver, dans certaines expériences, des animaux au laboratoire pendant près de 2 ans.

Je décrirai ici en détail la technique qui m'a permis de peser avec une précision suffisante des Planaires aux différents stades de leur développement. Je commence par tarer sur une balance de précision sensible au dixième de milligramme une boîte à tare cylindrique plate (de 5 cm. de diamètre sur 3 cm. de haut) à couvercle rodé, contenant un peu d'eau de source. Je dispose sur une table au voisinage de la balance plusieurs épaisseurs de papier Joseph que j'humecte légèrement d'eau. Les animaux à peser sont pris dans le cristallisoir d'élevage à l'aide d'une

sorte de petite passoire et jetés sur le papier humecté. Au bout d'une fraction de minute, l'excès d'eau a été absorbé par le papier filtre, et les animaux, ainsi essuyés, sont rapidement repris à l'aide d'une petite pince à mors paraffinés et jetés dans l'eau qui garnit la boîte à tare, dont le couvercle n'est soulevé qu'à ce moment. La boîte à tare refermée est alors portée à nouveau sur la balance.

Les animaux ne subissent donc qu'une dessiccation de courte durée qui ne leur est pas préjudiciable. D'autre part, cette dessiccation se produit dans des conditions toujours identiques. Le temps de séjour des animaux sur le papier filtre après l'absorption de l'eau en excès ne semble pas avoir d'influence appréciable sur le résultat de la pesée. En fait, en pesant à plusieurs reprises un même lot de Planaires, j'ai constaté entre les mesures successives des différences qui dépassaient rarement 5 0/0.

Sans doute, l'essuyage n'élimine probablement pas l'eau qui peut être contenue dans le tube digestif, mais cette erreur affecte également toutes les pesées successives d'un même lot d'animaux. D'ailleurs, cette erreur est vraisemblablement faiblée : en déterminant la teneur en eau d'animaux dont le poids frais était évalué à l'aide de la technique précédente, j'ai trouvé un chiffre voisin de 80 0/0, qui est tout à fait normal pour un tissu animal.

Les mesures de longueurs portant sur des animaux normaux ou sur des fragments en régénération ont été faites après fixation en extension par l'acide nitrique. J'ai utilisé dans toutes les mesures des solutions d'acide nitrique à 0,5 0/0 : cette concentration provoque un étalement régulier de l'animal, et ne produit pas une liquéfaction trop rapide des tissus.

Dans mes expériences de régénération, les animaux étaient opérés non anesthésiés, les anesthésiques étant susceptibles d'influencer les différentes caractéristiques de la régénération (CHILD). Les animaux étaient placés sur un bloc de paraffine ou sur une feuille de carton recouverts d'une mince couche d'eau. J'ai utilisé pour les opérations de fins scalpels confectionnés à l'aide de lames de rasoir mécanique. Les fragments en régénération étaient conservés dans des cristallisoirs, comme les animaux normaux dans mes expériences d'élevage.

## PREMIÈRE PARTIE

# LA CROISSANCE ET SA RÉVERSIBILITÉ

## CHAPITRE I

### ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA CROISSANCE PONDÉRALE

Il convient d'aborder le problème de la croissance par une étude purement descriptive du phénomène, dont le résultat sera le tracé d'une *courbe de croissance*, représentant, en fonction du temps, les variations de poids d'animaux en croissance, maintenus dans des conditions de nutrition et de milieu bien déterminées. Il est intéressant de considérer aussi, aux divers stades de la croissance, les *vitesse de croissance* : la *vitesse absolue*, ou augmentation de poids pendant l'unité de temps ; la *vitesse relative*, mesurée par cette même augmentation, mais rapportée à une même unité de poids au début de la période unité considérée. Cette vitesse relative de croissance donnera, mieux que tout autre élément, une mesure de la *capacité de croissance* de l'organisme aux différents stades de son développement.

Si la courbe de croissance est représentée par une équation :

$$m = f(t)$$

( $m$  désignant la masse de l'organisme,  $t$  le temps), la vitesse absolue de croissance sera représentée à chaque instant par la

dérivée  $\frac{dm}{dt}$  de la fonction  $f$ , et la vitesse relative par sa dérivée logarithmique  $\frac{1}{m} \cdot \frac{dm}{dt}$ .

Les données fort nombreuses relatives à la croissance, recueillies surtout chez les Vertébrés, montrent que, d'une façon très générale, la vitesse de croissance, — absolue ou relative, — ne reste pas constante : la croissance est représentée par une courbe plus ou moins complexe. Dans un grand nombre de cas, cette courbe affecte la forme générale connue sous le nom de « courbe en S » (Fig. 1). T. B. ROBERTSON a attiré l'attention sur l'identité de forme de cette courbe avec celle qui représente les progrès d'une réaction chimique monomoléculaire autocatalytique, et qui satisfait à l'équation différentielle :

$$\frac{dm}{dt} = Km (A - m),$$

$m$  désignant la masse de la substance qui se transforme (ou la masse de l'organisme),  $A$  et  $K$  étant deux constantes.

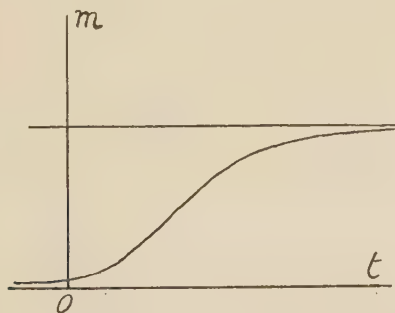


Fig. 1. — Courbe de croissance théorique (courbe en S).

Cette identité de forme n'implique aucunement que la croissance soit déterminée par une réaction chimique autocatalytique : des phénomènes n'ayant rien de commun dans leur mécanisme peuvent fort bien être représentés par la même loi mathématique. La même équation différentielle avait d'ailleurs été utilisée antérieurement pour représenter des conceptions théoriques différentes <sup>(1)</sup>. D'autre part, la courbe en 'S' fournie

<sup>(1)</sup> On trouvera l'historique de ce point dans un article de G. TEISSIER (1928).

par l'observation de la croissance serait peut-être aussi bien représentée par une équation d'une autre forme mathématique : beaucoup d'auteurs ont d'ailleurs proposé pour représenter les courbes de croissance des équations variées, souvent purement empiriques. Toute interprétation théorique du phénomène de croissance basée sur sa représentation mathématique semble pour ces raisons assez chimérique.

Les descriptions les plus précises de la croissance, faites chez certains vertébrés supérieurs (rat, poulet, etc.) ont d'ailleurs montré que les courbes représentant l'ensemble du développement de ces animaux étaient constituées, non pas par une seule courbe en S, mais par la juxtaposition d'un certain nombre (3, 4, 5) de courbes de cette nature, se raccordant plus ou moins régulièrement. On a donc été conduit à diviser le développement en un certain nombre de périodes ou *cycles de croissance*, correspondant plus ou moins bien à des stades déterminés du développement morphologique <sup>(1)</sup>.

Il importe de remarquer qu'une courbe continue et constamment croissante, — comme l'est généralement une courbe de croissance, — ne peut guère présenter d'autres irrégularités que des points d'inflexion. Or, toute courbe de ce genre peut toujours être décomposée en une série de courbes en S. Aussi, la distinction des cycles de croissance ne peut, à mon avis, présenter un réel intérêt que si chaque cycle est mis en relation avec une période biologiquement bien déterminée, séparée des périodes voisines par un fait morphologique ou physiologique particulier.

L'étude purement descriptive de la croissance est indispensable et doit servir d'introduction à toute étude expérimentale, mais elle ne peut à elle seule nous faire pénétrer bien loin dans son mécanisme.

### 1. Les conditions internes de la croissance.

Mises en présence de nourriture, les Planaires effectuent en un temps très court un repas très abondant, se traduisant par une augmentation de poids qui peut atteindre dans certains cas

(1) Cf. FAURÉ-FRÉMIET (1925).

l'ordre de grandeur du poids initial de l'animal. Quelques heures suffisent, en général, pour que les animaux d'un lot en expérience, complètement repus, aient tous quitté définitivement les fragments de nourriture sur lesquels ils s'étaient massés.

Il est d'ailleurs aisé de reconnaître les animaux qui ont effectivement absorbé de la nourriture à leur aspect turgescent et à leur coloration jaune, brune ou rouge, lorsque la nourriture est constituée par des vers de terre.

Dans mes expériences, cette nourriture était toujours fournie en excès à chaque repas, de telle façon que les animaux étaient à même de remplir complètement leur tube digestif. En fait, il arrive souvent que les animaux, quelques heures après un repas, expulsent par leur pharynx un excès d'aliments ingérés. Ce phénomène constitue même une légère cause d'erreur dans les pesées faites immédiatement après un repas.

Chaque repas est suivi d'une perte de poids rapide, due en partie, dans certains cas, à un rejet de nourriture, mais surtout, comme on le verra, à une augmentation du métabolisme. D'autre part, les animaux repus restent quelques jours sans toucher à la nourriture, même si celle-ci est laissée constamment à leur disposition. Il en résulte que des *repas* courts et réguliers suffisent pour assurer la croissance avec sa rapidité maxima.

Ces caractères particuliers de la croissance pondérale chez les Planaires, — sa grande dépendance du facteur alimentaire, d'une part, et, d'autre part, son caractère discontinu résultant de l'ordre de grandeur considérable des augmentations et des pertes de poids à chaque repas, — pourraient faire douter *a priori* qu'elle présentât quelque continuité que l'on puisse traduire par une courbe de croissance. En réalité, l'observation, de la croissance dans des conditions externes, et surtout des conditions de nutrition bien déterminées permet de faire entrer les Planaires dans la règle générale.

#### a) *Influence de l'âge sur la vitesse de croissance.*

Le développement complet de *Planaria gonocephala*, depuis la sortie du cocon jusqu'à la ponte de l'adulte, exige une durée de l'ordre de 5 à 6 mois, dans les conditions les plus favorables. Des élevages de cette durée ont été effectués, au cours d'expériences qui seront relatées ultérieurement. Mais il est difficile

pratiquement de maintenir identiques à elles-mêmes pendant une durée aussi prolongée les conditions extérieures et les conditions de nutrition. Pour éviter cette difficulté, j'ai suivi pendant une durée de l'ordre d'un mois la croissance d'un certain nombre de lots de Planaires déjà parvenues à des stades différents de leur développement et se servant mutuellement de témoins. En raccordant ensuite les courbes partielles ainsi obtenues, on peut reconstituer l'ensemble de la courbe de croissance. Ce type d'expériences permet en somme de comparer chez des animaux de différentes tailles la vitesse de croissance dans des conditions qui peuvent facilement être rendues identiques pour tous les lots.

Voici le détail d'une expérience de ce genre :

*Expérience 1* <sup>(1)</sup>. A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 15-XI-27, et conservées à jeun au laboratoire, 5 lots sont constitués, le 20-XI. Les individus sont choisis de tailles aussi égales que possible dans chaque lot, et leur taille moyenne décroît régulièrement du lot (1) au lot (5). Chacun des quatre premiers lots comprend 12 individus, le cinquième 24. Le tableau I indique les poids moyens dans chaque lot le 20-XI-27.

A partir de ce jour, les animaux sont placés dans des cristallisoirs dont l'eau est renouvelée chaque jour et conservés dans une étuve réglée à 20°. Ils effectuent régulièrement tous les 3 jours un repas consistant en fragments de Lombrics, fournis en excès et en présence desquels ils sont laissés pendant environ 12 heures. Les animaux de chaque lot sont pesés, tous ensemble, suivant la technique indiquée plus haut, après chaque repas, et, — au moins pendant la première partie de l'expérience, — avant chaque repas.

Les résultats de ces pesées successives sont consignés dans le tableau I, qui indique seulement les poids moyens dans chaque lot, quelques animaux ayant été perdus par accident au cours de l'expérience. Une légère cause d'erreurs résulte de ce fait que des différences individuelles se manifestent dans la vitesse de croissance entre les animaux d'un même lot, qui, en fin d'expérience, sont de tailles légèrement inégales.

<sup>(1)</sup> Pour faciliter la lecture de ce mémoire, j'ai affecté un numéro d'ordre à chacune des expériences qui y seront relatées. Ces numéros ne correspondent pas à ceux de mes cahiers d'expériences.

TABLEAU I (Expérience 1).

Poids exprimés en milligrammes. Chaque repas est représenté par un double trait vertical.

| Lots | 20-XI  | 21-XI  | 23-XI  | 24-XI  | 26-XI  | 27-XI  | 29-XI  | 30-XI  |
|------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 1    | 22,3   | 26     | 23,7   | 27,6   | 25,5   | 28,4   | 25,7   | 28     |
| 2    | 12     | 18,7   | 15,4   | 18,3   | 15,6   | 18,3   | 16,8   | 18,8   |
| 3    | 6,6    | 10,5   | 9,1    | 11     | 10,4   | 11,6   | 10,7   | 11,8   |
| 4    | 4      | 7      | 6      | 7,1    | 6,1    | 8,1    | 7,3    | 9      |
| 5    | 1,3    | 2,7    | 2,4    | 3,2    | 2,6    | 3,8    | 3,5    | 4,5    |
| Lots | 2-XII  | 3-XII  | 5-XII  | 6-XII  | 8-XII  | 9-XII  | 11-XII | 12-XII |
| 1    | 26,3   | 27,2   | 26,2   | 30,4   | »      | 30     | »      | 27,3   |
| 2    | 17,2   | 20,7   | »      | 20,4   | »      | 21,4   | »      | 21,5   |
| 3    | 10,9   | 13     | »      | 15     | »      | 15,4   | »      | 15,7   |
| 4    | 8      | 10     | »      | 11,8   | »      | 11,9   | »      | 12,2   |
| 5    | 4,1    | 4,9    | 4,6    | 5,5    | »      | 5,9    | »      | 6      |
| Lots | 14-XII | 15-XII | 17-XII | 18-XII | 20-XII | 21-XII | 23-XII | 24-XII |
| 1    | »      | 27,8   | 25,8   | »      | 24,7   | 27     | 24,8   | 26,7   |
| 2    | »      | 21,6   | 20,3   | »      | 21     | 22,3   | 20     | 22,4   |
| 3    | »      | 16     | 15,4   | »      | 16     | 19     | 17     | 20,6   |
| 4    | »      | 13     | 11,7   | »      | 12,8   | 16,4   | 14,8   | 16,5   |
| 5    | »      | 6,6    | 6      | »      | 6,5    | 7,5    | 6,7    | 8,2    |

*Discussion des résultats.* — 1° Le premier repas (du 20-XI au 21-XI) est marqué par une augmentation de poids plus considérable que celle que l'on observe aux repas suivants. Ce fait s'explique aisément : les animaux, à jeun depuis quelques jours avant le début de l'expérience, — et qui, dans les conditions naturelles, n'avaient sans doute pas toujours à leur disposition un excès de nourriture, — remplissent complètement leur tube digestif.

La première ligne du tableau II indique l'augmentation du poids moyen en milligrammes dans les différents lots au cours du 1<sup>er</sup> repas. La seconde ligne indique la même augmentation rapportée à 100 milligrammes de poids initial (le 20-XI). On voit que, tandis que *le gain absolu est maximum pour le lot (2)*, c'est-à-dire pour un poids initial de 12 milligrammes, — soit sensiblement la moyenne des poids extrêmes, — *le gain relatif décroît régulièrement du lot (5) au lot (1)*. Les animaux du lot (5) ont augmenté en un repas d'un poids sensiblement égal à leur poids initial.

TABLEAU II (Expérience 1).

| Lots                                           | 1   | 2   | 3    | 4   | 5   |
|------------------------------------------------|-----|-----|------|-----|-----|
| Gains en mgr. du 20 au 21-XI . . . . .         | 3,7 | 6,7 | 3,9  | 3   | 1,4 |
| Mêmes gains pour 100 mgr. de poids initial . . | 16  | 55  | 56   | 75  | 103 |
| Gains en mgr. du 20 au 23-XI . . . . .         | 1,4 | 3,4 | 2,5  | 2   | 1,1 |
| Mêmes gains pour 100 mgr. de poids initial . . | 7   | 27  | 37   | 48  | 63  |
| Gains en mgr. du 23-XI au 23-XII (10 repas). . | 0,9 | 4,6 | 7,9  | 8,8 | 4,3 |
| Gains en mgr. du 21-XI au 24-XII (11 repas). . | 0,7 | 3,7 | 10,1 | 9,5 | 5,5 |
| Mêmes gains pour 100 mgr. de poids initial . . | 2   | 20  | 95   | 135 | 200 |

L'augmentation de poids au cours du 1<sup>er</sup> repas fournit en quelque sorte une mesure de la *capacité du tube digestif* chez les animaux de tailles différentes. Les petits individus ont en effet un tube digestif plus développé relativement à la masse principale du corps, c'est-à-dire au parenchyme, que les gros : ce fait apparaît sur des coupes histologiques et a déjà été signalé par VANDEL (1921) pour des Planaires récemment écloses.

2° Le 1<sup>er</sup> repas est suivi, du 21-XI au 23-XI, d'une perte de poids rapide. On serait tenté d'attribuer cette diminution de poids au rejet de nourriture ingérée en excès. Mais je montre-

rai plus loin, en étudiant les variations de poids au cours du jeûne, que ce taux élevé de la diminution de poids persiste un certain temps à la suite d'un repas, tandis que le rejet de nourriture, — qui est d'ailleurs irrégulier, — cesse rapidement. En réalité, il se produit, après un repas, une *augmentation considérable du métabolisme*, due au travail de digestion et d'absorption, et une augmentation de l'intensité respiratoire (HYMAN, WILLIER et RIFENBURGH, 1924).

Ainsi, les variations de poids de Planaires régulièrement nourries seront représentées par une *ligne brisée* semblable à celle de la fig. 2, relative aux animaux du lot (5). Une objection peut être faite concernant la signification réelle de mes mesures pondérales : on pourrait supposer que la masse considérable de nourriture ingérée à chaque repas soit seulement mise en réserve dans les cœcums digestifs pour être absorbée ultérieurement, et qu'elle ne constitue qu'une masse inerte. Il semble bien au contraire que cette masse de nourriture provoque une réaction presque immédiate dans tout le tube digestif, et qu'elle soit rapidement absorbée, sinon assimilée. Quelques jours après, en effet, l'animal a repris sensiblement le même poids qu'avant le repas, et il est prêt à ingérer une nouvelle quantité de nourriture.

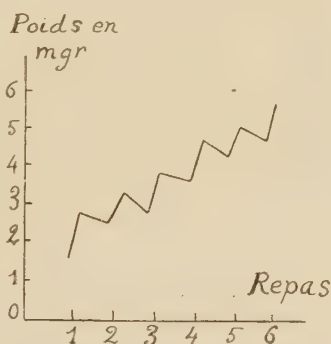


Fig. 2. — Expérience 1 (lot 5).

3° L'augmentation de poids du 20-XI au 23-XI représente le gain effectif réalisé grâce au 1<sup>er</sup> repas. Ces gains, absolus et relatifs, sont inscrits, pour les différents lots, dans le tableau II. On peut faire à leur sujet les mêmes remarques que pour les gains du 20-XI au 21-XI. La courbe de la fig. 3 représente, d'après ces données, les variations, — en fonction du poids initial le 20-XI, — du gain relatif réalisé du 20-XI au 23-XI.

4° Des constatations semblables à celles dont je viens de discuter la signification peuvent être faites pour les repas suivants. La croissance réelle pourra être définie par la comparaison des poids successifs des animaux, pesés, soit avant cha-

que repas (le 20-XI, le 23-XI, le 26-XI, etc.), soit après chaque repas, le tube digestif plein (le 21-XI, le 24-XI, le 27-XI, etc.). Les différences constatées entre les 3 lots ne dépendront plus dans ce cas de la capacité relative du tube digestif; elles indiqueront des différences dans la vitesse de croissance.

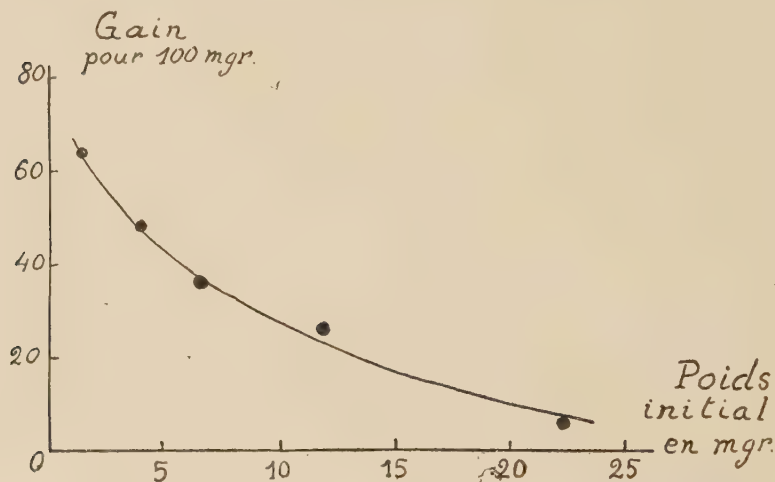


Fig. 3. — Variations du gain relatif au 1<sup>er</sup> repas, en fonction du poids initial (expérience 1).

Dans le graphique de la figure 4, j'ai porté, pour chaque repas, sur une même ligne verticale, les poids moyens des animaux des différents lots avant et après le repas. Les points représentatifs des pesées peuvent être réunis par des courbes qui ont la valeur de courbes de croissance. L'augmentation de poids d'un repas au suivant n'est pas toujours régulière; on peut même constater exceptionnellement une légère diminution; mais, si l'on met à part le lot (1), les points relatifs à chaque lot donnent des tracés suffisamment réguliers et sensiblement rectilignes pour l'ensemble de l'expérience.

Le tableau II indique les augmentations de poids, de la fin du 1<sup>er</sup> repas (21-XI) à la fin du 12<sup>e</sup> (24-XII) et du début du 2<sup>e</sup> repas (23-XI) au début du 12<sup>e</sup> (23-XII), le premier repas étant laissé de côté. Ces accroissements, qui mesurent les pentes des courbes de croissance assimilées à des droites, et par conséquent les *vitesse absolues* de croissance ( $\frac{dm}{dt}$ ), sont *maximum pour les lots moyens* (3) et (4), et plus faibles pour les lots extrêmes (1), (2), (5). En rapportant ces accroissements, — ceux du 21-XI au 24-XII, par exemple, — à 100 milligrammes de

poids initial le 21-XI, on obtient les nombres de la dernière

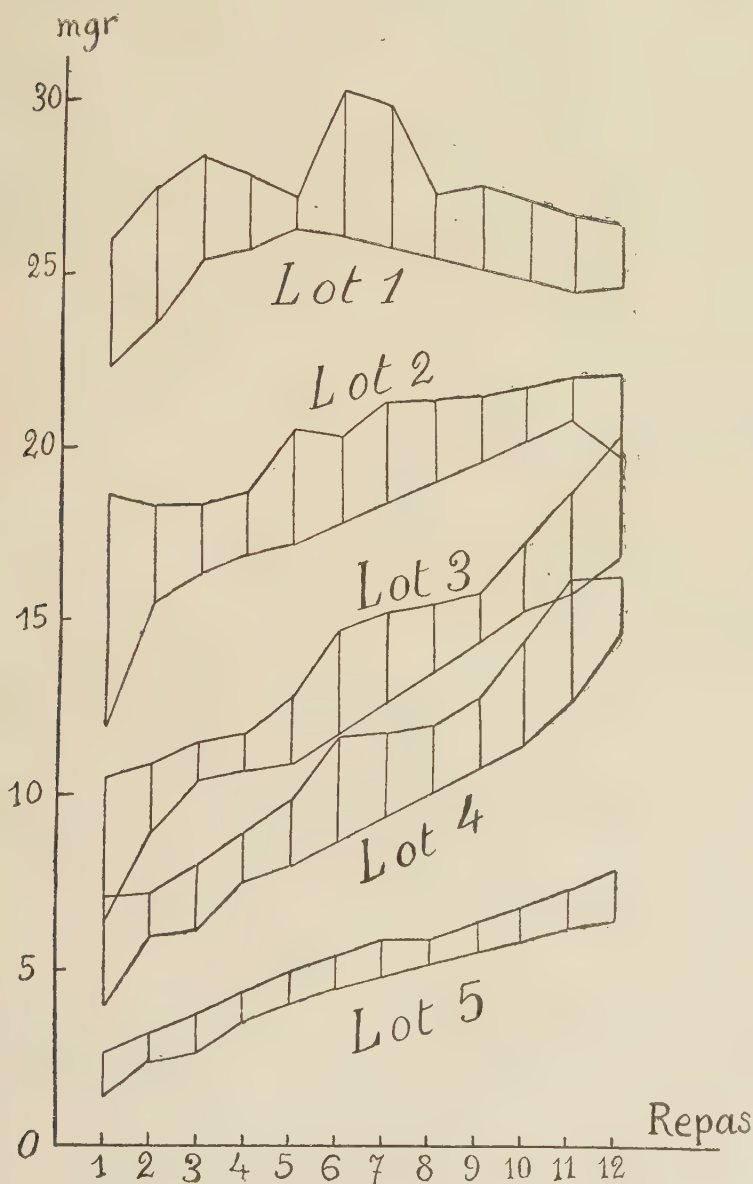


Fig. 4. — Expérience 1.

ligne du tableau II, qui *décroissent régulièrement* du lot (5) au lot (1). Ces nombres fournissent une mesure de la *vitesse rela-*

tive de croissance  $\left(\frac{1}{m} \cdot \frac{dm}{dt}\right)$ , supposée constante pour chaque lot pendant toute la durée de l'expérience.

5° Le lot (1) s'est comporté au cours de l'expérience différemment des autres. Après avoir cru jusqu'à atteindre un poids moyen de 30 milligrammes à la fin du 6<sup>e</sup> repas, les animaux de ce lot ont repris en fin d'expérience sensiblement leur poids initial. On peut en conclure qu'ils avaient atteint le *poids maximum* compatible avec les conditions de l'expérience : les expériences relatives à l'action de la température sur la croissance, qui seront décrites plus loin, justifient pleinement cette conclusion. L'histoire ultérieure de ce lot d'animaux, éclairée par les résultats d'autres expériences, montre que la décroissance lente qui marque la seconde partie de l'expérience est le prélude de la *ponte* des cocons.

6° En fin d'expérience, presque tous les lots ont atteint un poids supérieur au poids initial du lot précédent. L'ensemble des 5 lots permet donc de reconstituer la courbe de croissance totale. La pente de cette courbe est d'abord faible, puis croît, pour décroître ensuite vers la fin du développement : la courbe présente donc la forme en S.

L'équation différentielle de ROBERTSON, rappelée plus haut, qui fournit une représentation satisfaisante de la courbe en S, montre : 1° que la vitesse absolue de croissance  $\left(\frac{dm}{dt}\right)$  varie en fonction de la masse déjà acquise par l'organisme et que ses variations sont représentées par une parabole à axe vertical (fig. 5); 2° que la vitesse relative de croissance  $\left(\frac{1}{m} \cdot \frac{dm}{dt}\right)$  décroît linéairement (fig. 5) lorsque la masse augmente. Les données de l'expérience 1 sont bien, comme je l'ai montré, en accord avec ces deux lois.

Doit-on en conclure que le développement de *Pl. gonocephala* comprend un seul « cycle de croissance » ? J'ai discuté plus haut l'importance qu'il y avait lieu d'attacher à cette notion. Le développement d'une Planaire, depuis l'éclosion, n'est marqué par aucune crise morphologique ou physiologique, et il est naturel de le voir représenté par une courbe de croissance très régulière. Seule, l'accumulation de vitellogène, qui se produit tardivement, avant le dépôt des cocons, peut amener quelque perturbation dans l'augmentation pondérale : telle est la cause

du comportement aberrant du lot (1). La période de la vie inaugurée par la ponte, sur laquelle je reviendrai plus loin, ne se traduit d'ailleurs pas par un nouveau « cycle » dans la croissance pondérale.

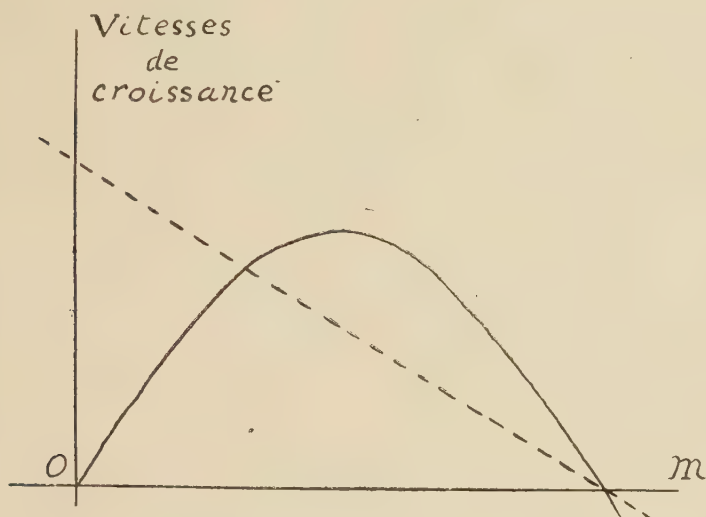


Fig. 5. — Variations de la vitesse absolue (trait continu) et de la vitesse relative de croissance (trait interrompu) en fonction de la masse  $m$ , au cours d'un cycle théorique de croissance.

Les données de l'expérience 1 permettent d'assigner au développement post-embryonnaire de *Pl. gonocephala* une durée totale de 5 à 6 mois, dans les conditions de température et de nutrition de l'expérience, d'ailleurs très différentes des conditions naturelles.

La taille des animaux du lot (5) était déjà, au début de l'expérience, nettement supérieure à la taille moyenne des animaux récemment éclos. Il est évidemment difficile de peser exactement des Planaires aussi petites que celles qui sortent des cocons. J'ai pu évaluer à 0,5 mgr. l'ordre de grandeur de leur poids moyen, à jeun. D'autre part, j'ai élevé, à partir du 15-I-29, en les nourrissant 2 fois par semaine de fragments de *Lombric*, un lot de Planaires fraîchement écloses. L'élevage était conduit à une température d'environ 12°, la température de 20° étant quelquefois néfaste aux animaux très jeunes, même éclos à cette température. Le 4-III-29, après un repas, le poids moyen était de 5 milligrammes, accusant une augmentation de 4,5 milligrammes en un mois et demi. Cette augmentation doit être comparée à celle des Planaires du lot (5), du 20-XI au 24-XII, soit 7 milligrammes, réalisée en un mois seulement. Si l'on tient compte du fait, qu'il

sera démontré plus loin, que la croissance est plus rapide à 12° qu'à 20°, on voit que la vitesse absolue de croissance, — c'est-à-dire la pente de la courbe de croissance, — est plus faible encore pour les animaux fraîchement éclos que pour les plus petits de l'expérience 1.

*Expérience 2.* J'indiquerai ici les résultats principaux d'une expérience du même type que l'expérience 1, mais réalisée dans des conditions moins bien contrôlées, les animaux des différents lots n'ayant pas notamment été soumis à des conditions identiques avant le début de l'expérience. Le tableau III montre que les résultats sont cependant en plein accord avec ceux de l'expérience 1. Du 17-III-27 au 5-IV-27, les animaux ont effectué 5 repas. Les courbes de la figure 6 représentent les variations, en fonction du poids initial (le 17-III), du gain absolu et du gain relatif réalisés entre le 17-III et le 5-IV. On comparera ces courbes expérimentales avec les courbes théoriques de la figure 5.

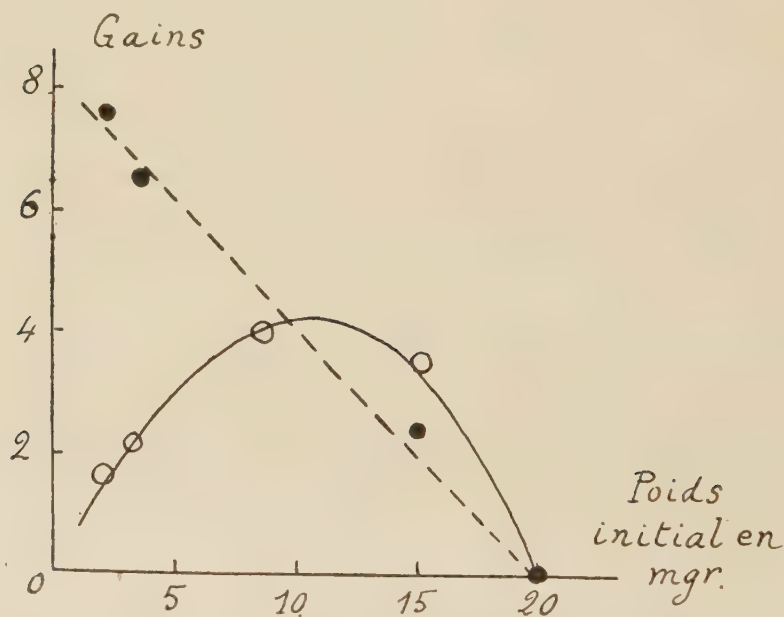


Fig. 6. — Variations des gains absolus (trait continu) et relatifs (trait interrompu) en fonction du poids initial (exp. 2). L'échelle des ordonnées est 10 fois plus petite pour les gains relatifs que pour les gains absolus.

Les résultats des expériences 1 et 2 permettent de conclure que pendant tout le cours de la croissance normale de *Pl. gonocéphala*, la vitesse relative de croissance, qui représente en somme la potentialité de croissance de l'organisme, décroît régulièrement avec l'âge. Dans tous les cas où la nourriture est

TABLEAU III (Expérience 2).

| Numéros des lots                                                | 1    | 2    | 3    | 4   | 5   |
|-----------------------------------------------------------------|------|------|------|-----|-----|
| Nombre d'individus dans chaque lot . . . . .                    | 8    | 12   | 11   | 12  | 8   |
| Poids moyen en mgr. le 17-III-27 . . . . .                      | 20   | 15   | 8,6  | 3,2 | 2,2 |
| Poids moyen en mgr. le 23-III-27 . . . . .                      | 19,6 | 16,4 | 9,2  | 3,5 | 2,7 |
| Gains du 17 au 23-III, pour 100 mgr. de poids initial . . . . . | »    | 7    | 7    | 10  | 22  |
| Poids moyen en mgr. le 5-IV-27 . . . . .                        | 20   | 18,5 | 12,6 | 5,3 | 3,9 |
| Gains absolus en mgr. du 17-III au 5-IV . . . . .               | 0    | 3,5  | 4    | 2,1 | 1,7 |
| Mêmes gains, pour 100 mgr. de poids initial . . . . .           | 0    | 23   | 46   | 65  | 77  |

fournie en excès pendant toute la durée du développement, cette conclusion est, à mon avis, la seule qu'on puisse tirer du fait que la courbe de croissance est une courbe en S, sans introduire aucune hypothèse sur le mécanisme de la croissance.

Les considérations qui suivent permettront d'analyser cette diminution du pouvoir de croissance révélée par l'expérience.

*b) Assimilation et désassimilation  
aux divers stades de la croissance.*

A tout stade de la croissance, la masse actuelle de l'organisme résulte d'un équilibre entre deux phénomènes qui influent sur elle dans des sens opposés : l'*assimilation*, qui tend à l'augmentation de la masse de substance vivante ; la *désassimilation*, qui se traduit par une usure continue de cette masse. Cette notion, évidente et fondamentale, a cependant été souvent laissée dans l'ombre par les théoriciens de la croissance. Elle nous est au contraire imposée par les caractères mêmes de la croissance chez les Planaires.

Il m'a semblé que mes expériences permettraient d'évaluer quantitativement l'intensité des deux phénomènes opposés. L'augmentation de poids observée au cours d'un repas, mesurant la masse d'aliments nécessaire pour remplir à nouveau complètement le tube digestif, représente par conséquent la masse d'aliments qui a été absorbée depuis le repas précédent, et on peut la considérer comme une mesure de l'intensité des processus d'assimilation pendant cette période. La perte de

poids dans l'intervalle de deux repas consécutifs fournit d'autre part une mesure de l'intensité de la désassimilation.

J'ai calculé, à l'aide des données de l'expérience 1, les gains réalisés à chaque repas et les pertes subies au cours de chaque intervalle de repas, en les rapportant toujours à un poids de 100 milligrammes au début de chaque laps de temps considéré. Les résultats sont indiqués dans le tableau IV. Les gains exceptionnellement élevés du 1<sup>er</sup> repas qui ont, comme on l'a vu, une signification particulière, ont été laissés de côté.

Les résultats sont évidemment assez irréguliers, surtout si l'on compare les repas successifs effectués par un même lot. Cependant, si l'on considère séparément chaque repas, on voit que les gains relatifs vont très généralement en croissant du lot (1) au lot (5). Ce fait apparait encore plus nettement si l'on fait la somme des nombres relatifs à chaque lot (dernière ligne du tableau IV). On peut donc conclure que *le phénomène d'assimilation est d'autant plus intense que l'animal est plus jeune*. Ce résultat est représenté par la courbe supérieure de la figure 7, dont les abscisses sont les poids moyens initiaux des lots, le 20-XI-27, et les ordonnées les nombres totaux du tableau IV.

TABLEAU IV (Expérience 1).

| Lots           |                           | 1  | 2  | 3   | 4   | 5   |
|----------------|---------------------------|----|----|-----|-----|-----|
| Gains 0/0      | du 23 au 24-XI . . . .    | 16 | 20 | 21  | 20  | 36  |
|                | du 26 au 27-XI . . . .    | 11 | 11 | 12  | 33  | 40  |
|                | du 29 au 30-XI . . . .    | 9  | 12 | 10  | 22  | 28  |
|                | du 2 au 3-XII . . . .     | 4  | 21 | 20  | 25  | 18  |
|                | du 20 au 21-XII . . . .   | 9  | 6  | 18  | 28  | 15  |
|                | du 23 au 24-XII . . . .   | 8  | 12 | 21  | 11  | 22  |
| Totaux . . . . |                           | 57 | 82 | 102 | 139 | 159 |
| Lots           |                           | 1  | 2  | 3   | 4   | 5   |
| Pertes 0/0     | du 21 au 23-XI . . . .    | 8  | 18 | 13  | 15  | 20  |
|                | du 24 au 26-XI . . . .    | 7  | 9  | 6   | 13  | 19  |
|                | du 27 au 29-XI . . . .    | 9  | 8  | 8   | 10  | 8   |
|                | du 30-XI au 2-XII . . . . | 6  | 9  | 8   | 10  | 8   |
|                | du 15 au 17-XII . . . .   | 7  | 6  | 4   | 10  | 9   |
|                | du 21 au 23-XII . . . .   | 8  | 10 | 10  | 10  | 10  |
| Totaux . . . . |                           | 45 | 60 | 49  | 68  | 74  |

Pour les pertes, les différences entre les 5 lots sont plus irrégulières. Les nombres totaux pour chaque lot indiquent cependant une *légère diminution de l'intensité de la désassimilation avec l'âge* (Courbe inférieure de la figure 7).

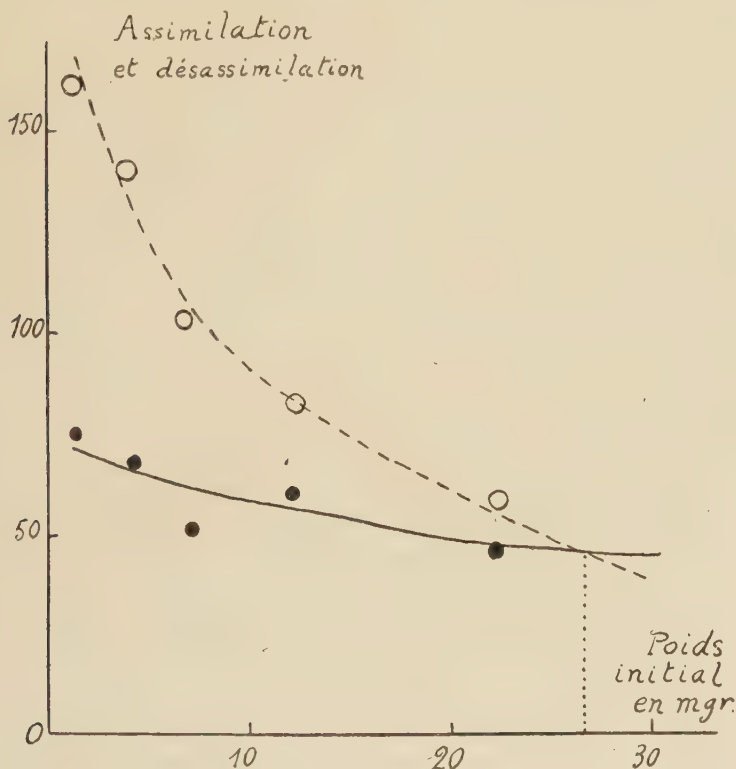


Fig. 7. — Variations de l'intensité de l'assimilation (trait interrompu) et de la désassimilation (trait continu) en fonction du poids initial (expérience 1).

On est donc conduit à considérer l'assimilation et la désassimilation, dans les conditions de l'expérience, comme deux fonctions inégalement décroissantes de la masse de l'organisme (fig. 7). L'égalité des deux phénomènes a lieu lorsque la taille maxima est atteinte : l'abscisse du point de rencontre des deux courbes donne sensiblement le poids maximum d'un animal pour les conditions de l'expérience. Pour chaque taille de l'animal, la différence des ordonnées des deux courbes est en rap-

port avec la vitesse *relative* de croissance, puisque l'assimilation et la désassimilation ont été, dans mes calculs, rapportées à 100 milligrammes de masse initiale. On voit que, conformément aux conclusions précédentes, cette différence diminue régulièrement pour s'annuler lorsque l'organisme atteint sa taille limite.

Les considérations précédentes, dérivées directement des données de l'expérience, conduisent à envisager l'allure de la croissance comme déterminée par les variations indépendantes de l'*assimilation* et de la *désassimilation* en fonction de la masse totale. Est-il légitime de considérer l'assimilation et la désassimilation comme deux phénomènes *indépendants dans leur mécanisme* ? Sans doute, au cours d'une longue période de jeûne, le phénomène de désassimilation subsiste seul. Cependant, dans ce cas, l'intensité de la désassimilation est bien inférieure à celle qu'on observe dans les expériences de croissance : elle correspond à ce qu'on peut appeler le *métabolisme de base* de l'animal. Lorsque l'animal est nourri, il se produit une augmentation de la désassimilation, qui est sans doute comparable au phénomène désigné dans la physiologie des Vertébrés sous le nom d'*action dynamique* des aliments.

Quoi qu'il en soit, peut-on interpréter les variations de l'assimilation et de la désassimilation en fonction de la taille ? La diminution de l'intensité du métabolisme avec l'âge est un fait général. Les physiologistes ont cherché à rattacher les variations de l'intensité respiratoire à certaines caractéristiques chimiques ou morphologiques : composition chimique, taille cellulaire, rapport nucléo-plasmique, etc. <sup>(1)</sup>. On verra plus loin que des caractéristiques de cette nature subissent des variations au cours de la croissance chez *Pl. gonocephala*.

Quant à la diminution dans l'activité de l'assimilation, elle semble avoir moins attiré l'attention des physiologistes. On peut la rattacher à une diminution de la perméabilité cellulaire. D'autre part, chez *Pl. gonocephala*, la diminution *relative* de capacité du tube digestif intervient certainement pour une part dans le phénomène.

(1) Cf. TERROINE et ZUNZ, 1925.

## 2. La croissance et les conditions externes.

J'ai étudié méthodiquement l'influence sur la croissance de la quantité de nourriture et de la température.

### a) *Influence de la fréquence des repas.*

Il n'est pas possible de faire varier à volonté la quantité de nourriture absorbée par un animal à chaque repas. Aussi, le seul moyen d'agir expérimentalement sur le taux de l'alimentation est de faire varier la *fréquence des repas*.

Il résulte des expériences précédentes que chaque repas s'accompagne de la réplétion complète du tube digestif, et qu'il est suivi d'une période d'absorption, caractérisée par une diminution rapide de poids, pendant laquelle le tube digestif se vide progressivement. Au repas suivant, le tube digestif se trouve à nouveau complètement rempli. On peut donc prévoir : 1° que l'augmentation de poids, au cours de ce second repas, sera, dans certaines limites, d'autant plus grande que le repas précédent est plus éloigné, c'est-à-dire que le contenu digestif a été plus complètement absorbé ; 2° que, tant que la fréquence des repas sera suffisante pour maintenir le tube digestif constamment en état d'absorption, la vitesse de croissance, — définie comme je l'ai fait précédemment, — sera indépendante de la fréquence des repas.

C'est ce que montre l'expérience suivante :

*Expérience 3.* Deux lots de *Pl. gonocephala* de tailles égales, récoltés ensemble le 15-XI-27 (leur poids moyen était alors d'environ 20 mgr) et conservés à jeun depuis, sont placées à l'étuve à 20°, le 10-I-28. Le lot (1) est nourri de Lombrics tous les 2 jours, le lot (2) tous les 4 jours, l'eau étant renouvelée fréquemment dans les deux lots.

En fin d'expérience, le 27-I-28, les deux lots atteignent sensiblement le même poids, comme l'indique le tableau V. On peut donc conclure qu'à la température de 20°, des repas régulièrement espacés de 4 jours suffisent à assurer la croissance avec sa rapidité maxima.

Le fait que les animaux avaient subi avant l'expérience un jeûne assez prolongé n'influe en rien sur les conclusions à tirer de cette expérience, du point de vue auquel je me suis placé ici.

TABLEAU V (Expérience 3).

Poids moyen des animaux de chaque lot en mgr. Chaque repas est indiqué par un double trait vertical.

| Dates<br>des pesées | 10-I | 11-I | 12-I | 13-I | 14-I | 15-I |  | 18-I | 19-I |  | 23-I |  |
|---------------------|------|------|------|------|------|------|--|------|------|--|------|--|
| Lot 1 . . .         | 5,4  | 8,8  | 8    | 8,8  | 8,3  | 9    |  | 8,6  | 9,8  |  | 10,5 |  |
| Lot 2 . . .         | 5,7  | 8,7  |      |      | 7,5  | 9,4  |  | 8,6  | 10   |  | 10,2 |  |

| Dates<br>des pesées | 27-I | 31-I | 4-II | 3-II |  | 6-II | 7-II | 9-II | 10-II |  | 18-II | 19-II |
|---------------------|------|------|------|------|--|------|------|------|-------|--|-------|-------|
| Lot 1 . . .         | 11,1 | 9,6  | 11   |      |  |      |      | 8,3  | 10,4  |  | 6,8   | 8,2   |
| Lot 2 . . .         | 11,3 | 9,7  | 11,5 | 10,4 |  | 11,7 | 13,4 | 12,4 | 13,8  |  | 14,4  | 15    |

A partir du 31-I-28, les animaux du lot (1) sont nourris tous les 9 jours, ceux du lot (2) tous les 3 jours, la température de l'expérience n'étant pas modifiée.

Dans ces nouvelles conditions, le lot (2) continue à croître, et le poids moyen des animaux y atteint 15 milligrammes le 19-II-28.

Dans le lot (1), au contraire, les animaux ne conservent même pas leur poids initial, et le poids moyen tombe à 8,2 milligrammes le 19-II-28. Cependant, ces animaux continuent à absorber abondamment la nourriture qui leur est offerte, et les gains relatifs réalisés à chaque repas sont même beaucoup plus élevés que ceux du lot (1) plus fréquemment nourri :

|       |   |                 |                     |        |
|-------|---|-----------------|---------------------|--------|
| Lot 1 | { | Gain relatif du | 9-II au 10-II :     | 25 0/0 |
|       |   | »               | du 18-II au 19-II : | 20 0/0 |
|       | { | »               | du 6-II au 7-II :   | 15 0/0 |
| Lot 2 | { | »               | du 9-II au 10-II :  | 11 0/0 |
|       |   | »               | du 18-II au 19-II : | 5 0/0. |

Ainsi, à la température de 20°, des repas effectués seulement tous les 9 jours ne suffisent pas à maintenir des Planaires en équilibre pondéral aux environs du poids initial de l'expérience.

Si l'on suppose maintenant que l'on fasse décroître la fréquence des repas de façon continue, on est amené aux conclusions suivantes :

1° *Jusqu'à une certaine limite, la fréquence des repas n'influe pas sur la vitesse de croissance, qui reste la vitesse maxima.*

2° *Au-dessous de cette fréquence limite, la croissance peut se poursuivre, mais avec une vitesse ralentie.*

3<sup>o</sup> Pour des raisons de continuité, il doit exister une certaine fréquence des repas, que j'appellerai la *fréquence d'équilibre*, qui sera juste suffisante pour maintenir les animaux en équilibre à leur poids initial. On verra plus loin la démonstration expérimentale de cette notion (Expérience 9).

Remarquons tout de suite que la fréquence limite et la fréquence d'équilibre ne seront définies que pour un certain poids initial et pour une température déterminée.

4<sup>o</sup> Pour une *fréquence inférieure à la fréquence d'équilibre*, il se produit une *diminution de poids*.

Cette diminution de poids se poursuit-elle indéfiniment ? L'expérience 3 n'a pas été prolongée suffisamment pour permettre de répondre à cette question. Une expérience dont le détail sera présenté plus loin (expérience 9) montre que la diminution de poids observée d'un repas à l'autre devient de plus en plus faible. Bientôt, les poids observés avant et après les repas successifs ne varient plus sensiblement : les oscillations de poids se localisent entre deux limites extrêmes, et l'on peut dire que l'organisme a atteint un état d'*équilibre pondéral*. Mais cet équilibre a lieu à un poids beaucoup plus faible que le poids maximum atteint dans le cas de repas fréquents.

Il est aisé de comprendre que des repas fournis à une fréquence insuffisante pour maintenir en équilibre des animaux d'un certain poids puissent suffire pour assurer l'équilibre à un poids plus faible : on a vu en effet (expérience 1) que des animaux de petite taille ont la faculté d'assimiler à chaque repas une quantité de nourriture plus grande, relativement à leur poids, que des animaux plus gros, tandis que leurs pertes relatives de poids, dans l'intervalle des repas, ne sont pas sensiblement plus élevées.

Il résulte de ce qui précède qu'à une température donnée, on peut, en choisissant la fréquence des repas, maintenir des Planaires en *équilibre pondéral à un poids quelconque*, inférieur à leur poids maximum. Il sera facile pratiquement de déterminer la fréquence nécessaire : en partant de Planaires ayant à jeun le poids que l'on désire maintenir, on leur fournira un premier repas, et l'on suivra la diminution de poids au cours du jeûne consécutif. Le repas suivant sera donné au moment où les animaux auront repris leur poids initial.

Voici une expérience qui démontre la possibilité de produire, par une fréquence des repas comprise entre la fréquence d'équilibre et la fréquence limite, une croissance ralentie :

*Expérience 4.* 40 *Pl. gonocephala*, récoltées à Voisenon le 20-III-29, sont nourries, à partir du 2-IV-29, tous les 15 jours à la température de 12°. Le poids moyen, pris avant chaque repas, qui était de 5,5 milligrammes le 2-IV, n'est que de 6,6 milligrammes le 15-V.

Dans un lot d'animaux témoins, nourris deux fois par semaine, le poids moyen, pris avant chaque repas, est passé de 5,9 le 2-IV-29 à 20,5 le 13-V.

Je n'ai pu suivre jusqu'à son terme cette croissance extrêmement ralentie ; mais les données de l'expérience 9 me portent à conclure qu'elle doit aboutir à une taille maxima plus faible que la croissance normale.

En conclusion, à chaque fréquence des repas correspond un poids d'équilibre. Ce poids peut être atteint aussi bien par voie de croissance que par voie de décroissance par des animaux ayant atteint précédemment un poids plus élevé.

#### b) Influence de la température.

L'influence de la température sur la croissance des animaux poïkilothermes a surtout été étudiée chez les Insectes. D'une façon très générale, le développement n'est possible qu'entre certaines limites de température. Entre ces limites, une élévation de température raccourcit la durée des différentes phases du développement. Enfin, dans certains cas, la taille finale atteinte par l'organisme est influencée par la température d'élevage : elle est généralement plus faible à température élevée.

J'ai pu mettre en évidence chez les Planaires une influence de la température, d'une part sur la rapidité de la croissance pondérale et, d'autre part, sur le poids maximum des individus. Voici le résumé de quelques expériences :

*Expérience 5.* A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 13-XI-27 et conservées à l'inanition depuis, 2 lots de 12 animaux identiques sont constitués, le 25-XI-27. Ils effectuent des repas régulièrement espacés de 3 jours et sont pesés avant et après chaque repas. Un 1<sup>er</sup> lot (lot a) est placé à l'étuve à 20°, le 2<sup>e</sup> (lot b) dans une pièce dont la température s'est maintenue à 10° ou 11°.

Dans le lot (a), le poids moyen est de 15,8 milligrammes le 25-XI, de 21,6 le 26-XI, après un 1<sup>er</sup> repas, et de 21,3 le 14 XII, après le 7<sup>e</sup> repas. Les animaux n'ont donc présenté aucune croissance, ayant déjà atteint leur poids maximum à la température de l'expérience.

Dans le lot (b), le poids moyen est de 15,6 milligrammes le 25-XI, de 22,1 le 26-XI et de 26 milligrammes le 14-XII, après un nombre égal de repas. La croissance s'est donc poursuivie à la température de 10°.

*Expérience 6.* A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 4-II-28, 2 lots de 30 animaux chacun sont constitués le 9-II-28. Un 1<sup>er</sup> lot (lot a) est maintenu à l'étuve à 20°. Du 1-III-28 au 20-III, l'étuve s'est trouvée dérégulée et sa température s'est élevée à 23°.

Le 2<sup>e</sup> lot (lot b) est placé dans une pièce dont la température a légèrement varié autour de 13°.

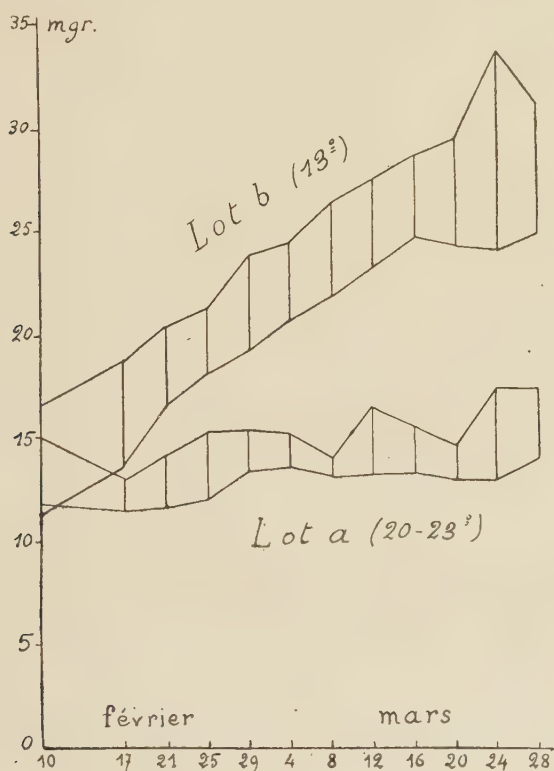
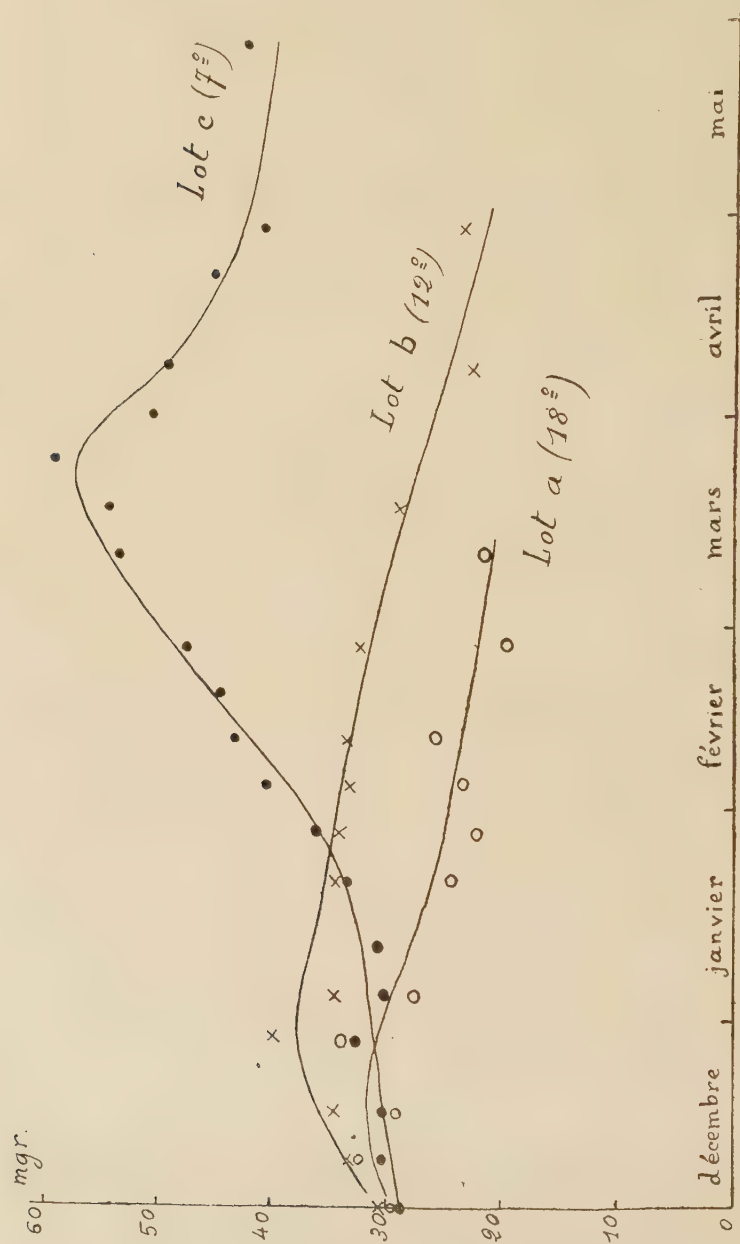


Fig. 8. — Expérience 6.

Les animaux, qui ont sensiblement le même poids moyen dans les deux lots (11,8 et 11,4 mgr.), le 9 II, sont nourris simultanément le 10-II, le 17-II, puis, à partir de ce moment, régulièrement tous les 4 jours jusqu'au 28-III-28. Le graphique de la fig. 8 représente, avec les conventions déjà adoptées dans la fig. 4, les résultats de l'expérience.

On voit que les animaux du lot (b) ont cru rapidement pen-



/ Fig. 9. — Expérience 7.

dant toute la durée de l'expérience et ont dépassé le poids maxi-

*num* qu'avaient atteint à 20° les animaux de l'expérience 1. Les animaux du lot (*a*) ont d'abord cru, moins rapidement que ceux du lot (*b*), sont restés stationnaires pendant l'élévation temporaire de la température de l'étuve, puis ont recommencé à croître à la fin de l'expérience.

Les données de l'expérience permettent d'évaluer, comme dans l'expérience 1, l'intensité de l'*assimilation* et de la *désassimilation* aux deux températures : l'assimilation est plus intense dans le lot (*b*) que dans le lot (*a*) ; la désassimilation est un peu plus forte dans le lot (*a*) à température élevée.

*Expérience 7.* A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 22-XI-28 (la température du ruisseau étant alors de 12°), je constitue, le 4-XII-28, 3 lots comprenant chacun 20 individus de grande taille.

Le 1<sup>er</sup> lot (lot *a*) est placé à l'étuve à 18°, le 2° (lot *b*) dans une pièce dont la température moyenne est de 12°, le 3<sup>e</sup> (lot *c*) dans une glacière (température moyenne : 7°).

Les animaux des 3 lots sont nourris régulièrement 2 fois par semaine et pesés seulement après les repas. Le poids moyen est sensiblement le même dans les 3 lots au début de l'expérience. Les courbes de la fig. 9 représentent les variations du poids moyen dans les 3 lots.

Les animaux du lot (*a*), bien que s'alimentant régulièrement, décroissent depuis le début de l'expérience, et se maintiennent ensuite aux environs de 20 à 25 milligrammes. Ce poids représente, d'après les expériences précédentes, le poids d'équilibre à la température de l'étuve. Les animaux du lot (*b*), après une courte période de croissance, restent stationnaires pendant 2 mois aux environs de 33 milligrammes : ce poids représente donc le poids d'équilibre à la température de 12°. Quant aux animaux du lot (*c*), après avoir marqué un certain temps d'arrêt, ils commencent à croître rapidement et passent en deux mois de 40 milligrammes à 60 milligrammes, poids qui représente leur poids maximum.

L'achèvement de la croissance est suivi, dans tous les lots, d'une diminution de poids plus ou moins rapide sur laquelle je reviendrai plus loin.

*Expérience 8.* A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 22-XI-28 et conservées au laboratoire depuis, je constitue, le 12-I-29, 3 lots *a*, *b* et *c* de 10 individus chacun, placés respectivement dans les mêmes conditions de température que les lots *a*, *b* et *c* de l'expérience précédente. Les animaux sont nourris régulièrement deux fois par semaine.

Le poids moyen est d'environ 10 milligrammes dans les 3 lots, au début de l'expérience : les animaux sont donc encore loin d'avoir atteint leurs poids d'équilibre.

Les courbes de la fig. 10 représentent les variations du poids moyen dans les 3 lots.

On remarquera que, dans cette expérience, les poids maximum atteints par les divers lots sont légèrement inférieurs à ceux qui ont été observés dans les expériences précédentes pour les mêmes températures. Ceci tient à ce que les animaux étaient déjà avant le début de l'expérience en état de sénilité.

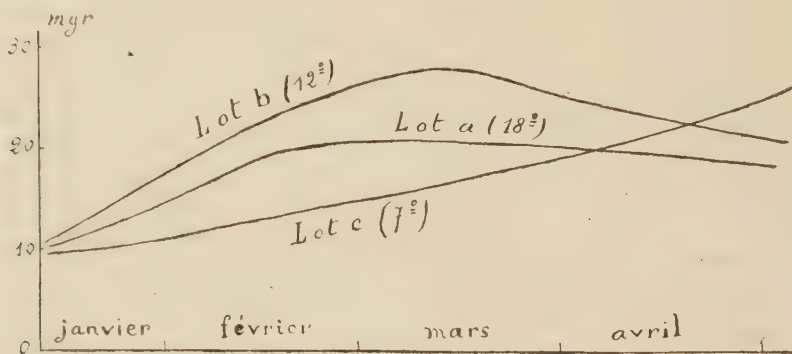


Fig. 10. — Expérience 8.

De l'ensemble de ces expériences, on peut conclure :

1° *La rapidité de la croissance est fonction de la température : la vitesse de croissance est maxima aux environs de 12° à 15° (expériences 3, 6 et 8). Elle est plus faible à 18° et à 20°, plus faible aussi à des températures plus basses. La vitesse de croissance ne dépend donc pas que de la taille de l'organisme.*

2° *La durée totale du développement semble être d'autant plus réduite que la température est plus élevée.*

3° *Le poids maximum est fonction de la température. Il est plus élevé à basse température. A 7°, il est presque triple de ce qu'il est à 20°.*

4° *L'intensité de la désassimilation croît avec la température. L'intensité de l'assimilation est maxima pour une température de 12° à 15°. Ces variations indépendantes des deux facteurs qui conditionnent la croissance permettent de se représenter comment la température peut influer sur le poids d'équilibre. La figure 11 montre comment peuvent se placer, pour trois températures différentes, les courbes représentant les variations de*

l'assimilation et de la désassimilation en fonction du poids du corps (courbes semblables à celles de la figure 7). Pour chaque température, l'abscisse du point de rencontre des deux courbes donne la valeur du poids d'équilibre.

3° Lorsque des Planaires ayant effectué leur croissance à une certaine température sont portées à une température plus élevée, elles ne peuvent maintenir leur poids à une valeur supérieure au poids d'équilibre pour la nouvelle température. Même si elles

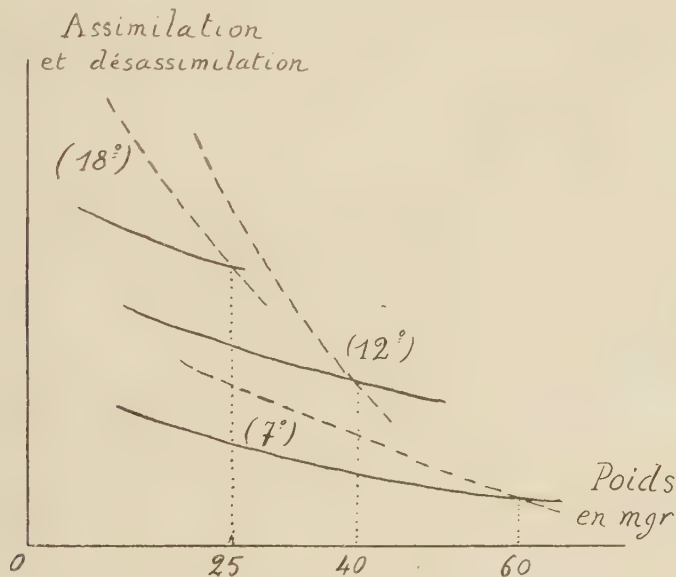


Fig. 11. — Variations de l'intensité de l'assimilation (trait interrompu) et de la désassimilation (trait continu) en fonction du poids initial, à trois températures différentes.

sont abondamment nourries, elles décroissent jusqu'à ce qu'elles atteignent ce poids d'équilibre. Ce fait, illustré par le lot (a) de l'expérience 7, est particulièrement important, car il justifie l'interprétation que j'ai proposée, basée sur les variations indépendantes de l'assimilation et de la désassimilation ; lorsque le poids de l'organisme surpasse le poids d'équilibre, la désassimilation l'emporte sur l'assimilation, et le poids tend à décroître.

Dans les expériences précédentes sur l'action de la température, les repas étaient fournis à une fréquence suffisante pour

assurer la croissance avec sa rapidité maxima à toutes les températures. On peut se demander comment se manifeste l'action de la température lorsque la fréquence des repas est inférieure à la « fréquence limite » qui assure la croissance la plus rapide.

Comme la perte de poids subie par des animaux à jeun est plus forte à température élevée, on peut prévoir qu'il faudra, pour maintenir l'organisme à un certain poids, des repas d'autant plus fréquents que la température sera plus élevée.

*Expérience 9.* A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 22-XI 28 et nourries au laboratoire dans une pièce à la température de 14°, je constitue, le 10-I-29, trois lots *a*, *b* et *c*, de 10 individus chacun, qui sont placés respectivement aux trois températures (18°, 12° et 7°) déjà utilisées dans les expériences 7 et 8. Ces trois lots sont nourris régulièrement toutes les deux semaines et pesés avant et après chaque repas. *Après le 1<sup>er</sup> repas*, le 11-I-29, le poids moyen des animaux est sensiblement le même dans les trois lots (34, 33 et 32 mgr.). Sur le graphique de la figure 12, j'ai porté, outre ces poids initiaux, les poids moyens *avant* chaque repas. Les poids mesurés après les repas ont une signification moins précise, car, après un jeûne de 15 jours, les animaux se gorgent de nourriture et en rejettent une fraction assez notable pendant les quelques jours qui suivent.

Dans les lots (*a*) et (*b*), placés à 18° et 12°, le poids des animaux, pris avant chaque repas, décroît constamment, d'abord rapidement, puis très lentement ensuite. Ainsi, pour le lot (*a*), le poids est resté compris entre 8 milligrammes et 11 milligrammes pendant 3 mois consécutifs (fig. 12). Dans le lot (*c*), placé à la glacière, le poids s'est maintenu pendant près de 4 mois aux environs de 27 milligrammes (fig. 12). Les animaux de ce lot peuvent donc être considérés comme étant en équilibre pondéral à ce poids, bien inférieur au poids d'équilibre (60 milligrammes, dans l'expérience 7) dans les conditions normales de nutrition à la même température.

Pour les lots (*a*) et (*b*), on peut interpréter la décroissance lente de leur poids comme un acheminement vers un poids d'équilibre qui serait, pour le lot (*a*), inférieur à 8 milligrammes, et, pour le lot (*b*), inférieur à 13 milligrammes. Pour des raisons qui résulteront de la suite, il convient plutôt d'admettre que ces poids d'équilibre sont respectivement aux environs de 10 milligrammes et 20 milligrammes, et d'interpréter la lente décroissance de poids comme une manifestation de la sénilité chez les animaux.

Quoi qu'il en soit, l'exemple du lot (c) montre la possibilité de réaliser, grâce à une nutrition insuffisante, un équilibre pondéral à un poids inférieur au poids d'équilibre dans les

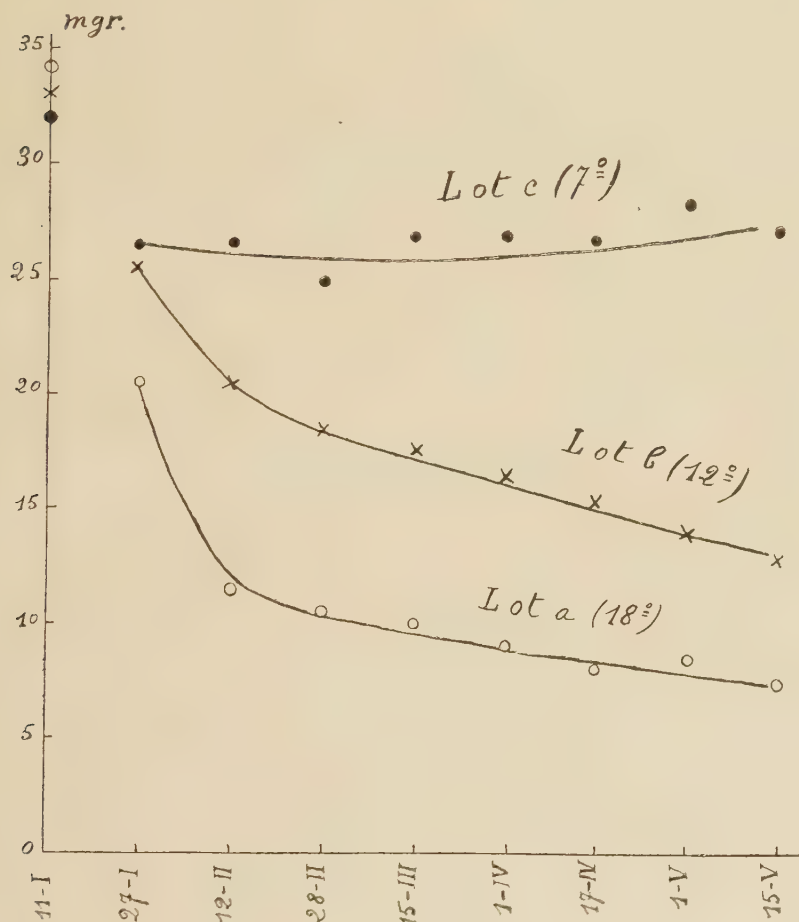


Fig. 12. — Expérience 9.

conditions de nutrition maxima. On voit donc que les conditions de nutrition influent non seulement sur la vitesse de croissance mais aussi sur le terme de la croissance.

Ainsi, la fréquence des repas et la température ont une influence sur la rapidité de la croissance et sur le poids limite.

On peut dire qu'à *chaque température et à chaque fréquence des repas correspond un poids limite qui est fonction de ces deux variables*. Pour des repas très fréquents seulement, ce poids limite est le *poids maximum* compatible avec la température de l'expérience.

Le poids limite doit être dans tous les cas considéré comme un *poids d'équilibre*, car il peut être atteint aussi bien par voie de croissance que par voie de décroissance.

Le poids limite atteint, les animaux s'y maintiennent un temps plus ou moins long, puis subissent une décroissance lente, accompagnée de phénomènes sur lesquels je reviendrai plus loin, et qui correspond à une phase de sénilité.

---

## CHAPITRE II

### PHÉNOMÈNES MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES ACCOMPAGNANT LE DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

J'envisagerai dans ce chapitre les modifications morphologiques et les phénomènes physiologiques qui accompagnent le développement depuis l'éclosion jusqu'à la mort, en particulier la ponte des cocons, puis les manifestations de la sénilité.

#### 1. Modifications morphologiques accompagnant la croissance.

Dans le chapitre précédent, on a vu qu'au cours de la croissance, le poids frais d'un individu passait de 0,5 milligramme à la sortie du cocon à un maximum de 40 milligrammes à 12° ou de 60 milligrammes à 7°, c'est-à-dire que sa valeur se trouvait approximativement multipliée par 100. Pendant toute cette phase d'accroissement si considérable, l'individu conserve sensiblement la même structure, et, dans ses grands traits, la même organisation. Seul, le développement des organes reproducteurs, qui est d'ailleurs très précoce, constitue une modification anatomique notable. Cependant, il s'en faut que l'individu adulte puisse être considéré comme étant exactement l'image agrandie du jeune.

a) Tandis que la masse se trouve approximativement multipliée par 100, la longueur totale de l'individu passe de 2 millimètres ou 2,5 millimètres à 25 millimètres au maximum, c'est-à-dire qu'elle est approximativement décuplée. La masse ne croît donc pas proportionnellement au cube de la longueur, comme cela se produirait si l'individu restait exactement semblable à lui-même du point de vue du rapport entre sa longueur et ses autres dimensions, largeur et épaisseur. Il peut

se produire, il est vrai, une certaine variation de la densité du corps. En fait, l'individu adulte a une forme plus allongée que le jeune.

b) Un second point, sur lequel j'ai déjà attiré l'attention dans le chapitre précédent, est le suivant : la *capacité du tube digestif* est relativement d'autant plus grande que l'individu est plus petit. Autrement dit, le parenchyme et les organes qu'il contient croissent plus rapidement que l'épithélium intestinal. Ajoutons que le nombre des cœcums digestifs ne semble pas augmenter au cours de la croissance (fig. 13).

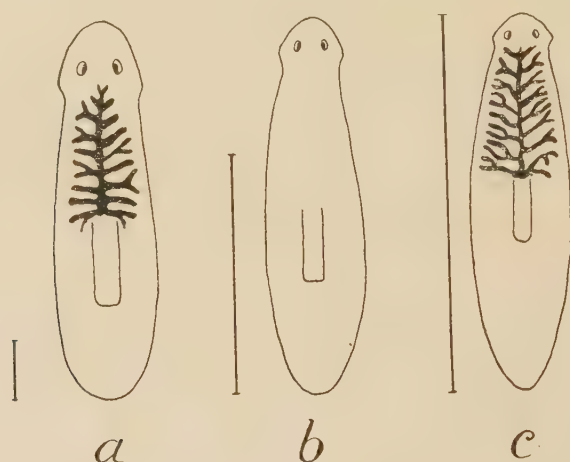


Fig. 13. — Variations des proportions du corps au cours de la croissance. Les longueurs figurées en regard de chaque individu sont proportionnelles à leurs longueurs réelles.

c) La *taille cellulaire* ne croît pas proportionnellement à la taille de l'individu. M. LECAMP et moi-même (1929) avons constaté que la hauteur des cellules épithéliales tégumentaires croissait moins rapidement que la longueur totale de l'animal. J'ajouterai que, pour ces mêmes cellules épithéliales, le rapport du volume du noyau au volume du cytoplasme (*rapport nucléoplasmique*) décroît lorsque la taille de l'animal augmente.

d) Les *proportions relatives des différentes parties* qu'on peut distinguer le long de l'axe antéro-postérieur du corps se modifient de façon continue au cours de la croissance. J'ai déjà

résumé mes observations à cet égard dans une note préliminaire (M. ABELOOS, 1928). La fig. 13 indique la position des yeux et du pharynx chez des animaux de trois tailles différentes : 3 millimètres (fig. *a*), 12 millimètres (fig. *b*), 18 millimètres (fig. *c*), qui ont été représentés à différentes échelles, de façon à occuper sur la figure la même longueur totale. Les dimensions utilisées sont les moyennes de mesures faites sur de nombreux individus, fixés en extension par l'acide nitrique à 0,5 0/0. J'ai représenté aussi les cœcums digestifs de la branche antérieure de l'intestin.

La fig. 13 montre que certaines longueurs comprises entre des repères morphologiques, — par exemple la longueur comprise entre l'extrémité antérieure du corps et le niveau des yeux (longueur préoculaire), — ne croissent pas proportionnellement à la longueur totale, mais moins rapidement qu'elle. Il en est ainsi également de la longueur prépharyngienne et de la longueur du pharynx. Au contraire, la région postérieure au pharynx, comprenant les organes copulateurs, croît plus rapidement que le reste du corps, de sorte que le pharynx prend une position de plus en plus antérieure.

Ces faits doivent être rapprochés de ceux qui ont été réunis par un certain nombre d'auteurs, — notamment CHAMPY (1924), et, plus récemment, J. S. HUXLEY (1927), — sous le nom de *croissance dysharmonique* ou *hétérogonique*, et qui sont relatifs à certains organes d'animaux appartenant à des groupes variés (Insectes, Crustacés, Vertébrés). Les modifications de proportions observées chez les Planaires obéissent en effet aux mêmes lois. Les variations de la longueur préoculaire en fonction de la longueur totale sont assez bien représentées par une formule de la forme :

$$y = Ax^K,$$

où  $y$  désigne la longueur préoculaire,  $x$  la longueur totale, et où  $A$  et  $K$  sont des constantes ( $K < 1$ ). Cette formule est celle qui a été proposée par HUXLEY et appliquée par cet auteur à un certain nombre de cas de dysharmonie.

D'autre part, on peut remarquer que le caractère dysharmonique de la croissance est d'autant plus accentué qu'on considère des parties plus proches des extrémités du corps de la

Planaire : la longueur préoculaire diminue plus (en valeur relative) au cours de la croissance que la longueur prépharyngienne (fig. 13).

Si l'on suppose le corps de la Planaire décomposé suivant l'axe antéro-postérieur en une série de tranches dont les limites soient repérables pendant tout le cours de la croissance <sup>(1)</sup>, on pourra attribuer à chacune de ces tranches un coefficient propre de croissance relative, ou coefficient de dysharmonie, qui sera par exemple le coefficient  $K$  de la formule de HUXLEY. Les résultats obtenus en utilisant les seuls repères morphologiques dont nous disposons nous autorisent à admettre que ce coefficient variera de façon continue d'une extrémité à l'autre de l'axe antéro-postérieur. Le coefficient  $K$  de la formule de HUXLEY, d'abord inférieur à l'unité dans les parties antérieures du corps, croîtra de façon continue pour devenir supérieur à 1 dans la région postérieure au pharynx. Pour une certaine tranche, située un peu en arrière du pharynx, ce coefficient sera égal à 1, c'est-à-dire que cette tranche croîtra exactement proportionnellement à la longueur totale du corps. Cette hypothèse est susceptible d'un développement mathématique, que je ne puis présenter ici.

Si l'on compare, du point de vue de leur croissance propre, les différentes parties du corps, on voit donc que leur pouvoir de croissance augmente de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure du corps. Il est remarquable que le pouvoir de régénération dans les différentes parties varie au contraire en sens inverse, ainsi qu'on le verra plus loin.

Les faits précédents suggèrent encore une importante remarque. La dysharmonie de la région postérieure au pharynx que nous constatons chez *Pl. gonocephala* est beaucoup plus accentuée chez les Planaires scissipares. Or, il est logique de supposer avec CHILB que, chez les espèces scissipares, l'individualisation d'un 2<sup>e</sup> zooïde dans les régions postérieures du corps est due à l'« isolement physiologique » résultant de l'allongement de ces régions. En fait, *Pl. subtentaculata*, forme scissipare correspondant à *Pl. gonocephala*, est plus allongée que la forme

(1) On verra dans la 2<sup>e</sup> partie de ce mémoire que l'analyse expérimentale des phénomènes de régénération conduit à une conception de cette nature.

*gonocephala* typique (VANDEL, 1925). Il est donc permis de penser que la différence génotypique existant entre *Pl. gonocephala* et *Pl. subtentaculata* peut être caractérisée simplement par une valeur différente attribuée au coefficient de dysharmonie des régions postérieures. On connaît d'autres exemples de différences génotypiques se manifestant par l'existence de dysharmonies de croissance : chez certaines espèces de Crustacés, certains appendices sont dysharmoniques dans un sexe et ne le sont pas dans l'autre (cf. HUXLEY, 1927).

Il résulte de tous les faits précédents qu'au cours de sa croissance, l'individu ne reste pas exactement *semblable* à lui-même. Mais les modifications morphologiques qu'il subit ont un caractère continu et progressif, et affectent les différentes parties du corps avec des intensités qui restent liées par une même relation. La notion de *dysharmonie* de croissance schématise bien ces caractères particuliers des modifications morphologiques chez les Planaires.

Dans le développement d'un animal supérieur, les modifications morphologiques ne sont pas toujours de même nature pendant tout le cours de la croissance, et affectent les différentes parties de façon assez indépendante. Les phénomènes de dysharmonie constituent un intermédiaire entre ces cas de transformations morphologiques complexes et le cas de la croissance avec similitude parfaite, cas qui n'est peut-être jamais réalisé dans la pratique.

Je dois encore ajouter une importante remarque. Les diverses caractéristiques dont il vient d'être question se présentent comme étant *fonction de la taille* de l'individu, et ne sont fonction des conditions externes (température, nutrition) que dans la mesure où celles-ci influent sur la taille. Ainsi, un individu élevé à 20° et parvenu à un poids de 25 milligrammes, terme de sa croissance, présente les mêmes dimensions dans ses différentes parties, — notamment, la même longueur préoculaire, — qu'un individu de même taille, élevé à 7°, et se trouvant encore en pleine période de croissance.

Je pense cependant que ce sont des modifications de cette nature, — la diminution relative de la taille cellulaire, par exemple, — qui peuvent ralentir progressivement la croissance,

et finalement l'arrêter. Ces modifications ne doivent pas être considérées comme des caractères de sénilité : on verra que les vrais caractères de sénilité apparaissent comme des conséquences, et non comme des causes, de l'arrêt du développement.

## 2. La ponte des cocons et les facteurs qui la déterminent.

Mes observations à cet égard ont déjà été résumées dans une note préliminaire (M. ABELOOS, 1929). J'en rappellerai ici les conclusions, basées sur l'observation de nombreux élevages, pratiqués dans des conditions très variées. J'ajouterai ensuite aux expériences relatées dans ma note les observations relatives à la ponte, faites sur quelques-uns des lots dont la croissance pondérale a été étudiée au chapitre précédent.

Précisons immédiatement qu'il ne s'agit pas dans ces expériences d'élucider le déterminisme de l'apparition des organes sexuels. Ces organes apparaissent très tôt dans le cours du développement, et on peut, dans tous les élevages, observer des accouplements bien avant le dépôt des premiers cocons. Le phénomène dont j'ai cherché à préciser le déterminisme est l'évolution du vitellogène à partir des « cellules-souches » du parenchyme, phénomène qui précède immédiatement la ponte.

La ponte des cocons chez *Pl. gonocephala* n'est pas nécessairement liée à une saison déterminée, comme on le pensait à la suite des expériences de STOPPENBRINK (1905). Elle peut se produire à toutes les températures comprises entre 5° et 20°. Chez des Planaires continuellement et fréquemment nourries à une température déterminée, le dépôt des premiers cocons a lieu lorsque les animaux atteignent le *poids maximum* correspondant à la température d'élevage.

La ponte peut donc se produire, suivant la température, chez des animaux de tailles très variées. La taille des cocons pondus varie d'ailleurs dans le même sens que la taille de l'animal. Les cocons de toutes tailles sont susceptibles d'un développement normal. La taille des jeunes est en général plus grande dans les gros cocons. Cependant, la taille des jeunes éclos d'un même cocon est assez variable, ainsi que leur nombre. Il est probable que les différences de taille constatées à l'éclosion sont dues uniquement aux conditions de nutrition dans le cocon.

La ponte des cocons se poursuit pendant un certain temps. C'est aux environs de 12° ou 15° que la période de ponte semble être la plus prolongée (souvent plusieurs mois). Pendant ce temps, le poids des animaux décroît lentement. Au cours d'une période de ponte, chaque individu peut pondre successivement au moins 4 cocons. On observe fréquemment, pendant la période de ponte, des accouplements. Je n'ai constaté aucune relation constante entre l'époque de dépôt d'un cocon et celle d'un accouplement.

La ponte peut se produire même si les animaux sont soumis au jeûne après avoir atteint leur poids maximum. La privation de nourriture semble même hâter le dépôt des premiers cocons. Mais, chez ces animaux, la période de ponte se trouve raccourcie, les cocons pondus sont moins nombreux, et leur taille diminue progressivement.

Des Planaires constamment nourries, transportées d'une température basse à une température plus élevée, pondent lorsqu'elles atteignent la taille limite correspondant à la nouvelle température. Dans ce cas, l'élévation de température semble déterminer la ponte, en même temps que la diminution de poids.

Le passage d'une température élevée à une température plus basse retarde la ponte en prolongeant la période de croissance.

Ainsi, l'évolution du vitellogène et la ponte des cocons semblent déterminées par un certain état physiologique, qui se trouve réalisé lorsque l'organisme est en équilibre pondéral, et que la croissance cesse dans les autres tissus. Cependant, chez des animaux effectuant des repas très espacés et qui sont en équilibre pondéral à un poids inférieur à leur poids maximum (lot *c* de l'expérience 9), la ponte ne se produit pas. L'évolution complète des organes reproducteurs exige donc aussi que l'organisme accomplisse tout son cycle de croissance.

Voici les données de quelques expériences, qui justifient les conclusions précédentes :

*Expérience 7* (fig. 9).

*Lot (a)*, à 18° (20 individus) : 5 cocons du 25-XII au 31-XII-28 ; 7 cocons en janvier 1929 ; 7 cocons en février ; total : 19 cocons.

*Lot (b)*, à 12° (20 individus) : 4 cocons le 28-XII-28 ; 11 cocons en janvier

1929; 13 en février; 19 en mars; 7 en avril; 7 en mai; 5 en juin; total : 66 cocons.

*Lot (c)*, à la glacière (20 individus) : 1 cocon le 15-III-29; 1 le 30-III; 10 en avril; 7 en mai; total : 19 cocons.

*Expérience 8* (fig. 10).

*Lot (a)*, à 18° (10 individus) : 1 cocon le 15-III-29, 5 cocons du 25-III au 8-IV; 6 autres cocons en avril; 6 en mai; 5 en juin; total : 23 cocons.

*Lot (b)*, à 12° (10 individus) : 2 cocons le 20-III-29; 5 en avril, 2 en mai, 1 en juin; total : 10 cocons.

Le *lot (c)*, placé à la glacière, n'a encore déposé aucun cocon en juin 1929.

*Expérience 9* (fig. 12).

*Lot (a)*, à 18° (10 individus) : 4 cocons du 20-I au 27-I-29; 6 cocons du 27-I au 12-II-29; 1 cocon le 23-II-29; 1 cocon très petit le 12-III-29.

*Lot (b)*, à 12° (10 individus) : 4 cocons du 27-I au 12-II-29; 1 cocon le 22-III-29; 1 le 20-V 29.

Le *lot (c)*, placé à la glacière, n'a déposé aucun cocon.

*Expérience 10.* 30 *Pl. gonocephala* récoltées à Voisenon le 4-II-28, pesant environ 50 milligrammes chacune, sont nourries régulièrement, à partir de ce moment, 2 fois par semaine, dans une pièce dont la température est restée voisine de 15°. Malgré l'abondance de nourriture, le poids des animaux a déchu jusqu'à atteindre, le 15-III-28, 30 milligrammes, poids qui représente le poids d'équilibre à la température de l'expérience. Du 15-III 28 au 15-VII 28, les animaux ont déposé plus de 120 cocons.

### 3. La phase de sénilité.

D'une façon générale, les données relatives à la longévité et aux manifestations de la sénilité chez les Invertébrés sont assez peu nombreuses. Pour les Planaires, VANDEL (1921) a apporté quelques observations relatives à deux espèces, *Planaria polychroa* et *Polycelis cornuta*. Dans un élevage, poursuivi pendant deux années et demie, de quatre individus de *Pl. polychroa*, VANDEL constate des phénomènes de dégénérescence, apparaissant brusquement, en pleine période de ponte, et se traduisant surtout par une répartition anormale du pigment. Ces phénomènes sont suivis de la désintégration des individus atteints.

Chez *Polycelis cornuta*, la sénilité se manifeste, au moment où apparaît la reproduction sexuée, par des déchirures, des lacérations irrégulières du corps, bien différentes des scissions régulières caractéristiques de la phase asexuée de la vie. Ces phénomènes de lacérations pathologiques apparaissent indépendamment de tout changement dans les conditions de milieu.

*Observations personnelles.* En pratiquant des élevages prolongés de *Pl. gonocephala* dans des conditions de nutrition et de température très constantes, j'ai constaté un ensemble de phénomènes qui m'ont conduit à distinguer dans la vie de cette espèce une *période de sénilité*.

Chez des animaux abondamment nourris jusqu'au terme de leur croissance, le début de cette période coïncide à peu près avec le début de la période de ponte, c'est-à-dire avec le moment où les animaux, qui ont atteint leur poids maximum, commencent à *décroître* lentement, tout en continuant à absorber régulièrement de la nourriture. Au bout d'un temps plus ou moins long, les cocons pondus deviennent moins nombreux, plus petits, et la ponte peut même cesser complètement. Le poids des animaux est alors bien inférieur au poids maximum qu'ils avaient précédemment atteint. En même temps, on observe des modifications dans la *répartition du pigment tégumentaire* : le pigment, qui se trouve normalement uniformément réparti, s'accumule en certains points, formant des taches irrégulières, tandis qu'il disparaît en d'autres régions.

Souvent aussi, on constate que les animaux qui, jusque-là, se déplaçaient activement dans le cristalliseur, ou se tenaient étroitement appliqués contre sa paroi, prennent une attitude particulière. Ils cessent toute activité et tombent au fond du cristalliseur, semblent se gonfler et se boursoufler, s'enroulent sur eux-mêmes, aussi bien dans le sens longitudinal que dans le sens transversal, leur face ventrale en dedans.

Cette attitude, qu'on peut qualifier de *dépression*, est souvent suivie de la *désintégration* totale d'un certain nombre d'individus. Plus rarement, la désintégration de l'animal n'est que partielle : sa tête, par exemple, se détruit sur place, et l'individu commence immédiatement à la régénérer. Enfin, il arrive fréquemment aussi qu'après une période de « dépression » d'une ou deux semaines, certains individus reprennent leur activité, leur forme et leur attitude normales, recommencent à manger et à pondre.

Il est évidemment difficile d'affirmer que ces phénomènes sont tout à fait indépendants de toute variation des conditions externes, d'autant plus qu'ils se produisent généralement simultanément chez tous les animaux d'un même lot, et qu'ils n'ap-

paraissent pas toujours en même temps dans un lot qui s'est comporté jusque-là de façon identique. Cependant, les phénomènes de dépression ne se produisent jamais pendant le cours de la croissance, même dans des cristallisoirs qui sont placés côte à côte avec ceux où se produisent des phénomènes de dépression. Ainsi, même si la désintégration des individus est due à des circonstances extérieures incontrôlables, on voit qu'il y a manifestement, pendant la période que nous envisageons, une augmentation de sensibilité qui est bien d'ordre interne.

Ajoutons que tous ces phénomènes se produisent plus tardivement chez des animaux élevés à une température de 10° à 15° qu'à des températures supérieures.

On a décrit chez *Pl. gonocephala* des phénomènes de lacération du corps, se produisant généralement dans la région du pharynx, et assez semblables aux phénomènes constatés par VANDÉL chez *Polycelis cornuta*. Certains auteurs les ont considérés à tort comme un mode régulier de reproduction asexuée. J'ai observé souvent ces phénomènes chez des animaux gorgés de nourriture, placés en trop grand nombre dans un même cristallisoir et à une température élevée. Je n'ai observé que très exceptionnellement ces phénomènes de lacération chez des animaux qui traversaient une période de sénilité, et je les considère comme causés uniquement par des conditions externes défavorables.

Outre les caractères physiologiques que je viens de décrire (diminution de poids malgré la prise de nourriture, espacement de la ponte, « dépression » et désintégration des individus), j'ai observé et considéré comme des manifestations de sénilité certains phénomènes morphologiques. Je rappellerai d'abord les anomalies de répartition du pigment tégumentaire, déjà signalées.

Un autre phénomène très curieux consiste en l'apparition, chez les individus âgés, d'*yeux surnuméraires* à côté des yeux normaux. Les yeux de *Pl. gonocephala*, normalement au nombre d'une paire, sont des organes assez différenciés, dont la structure est bien connue (<sup>1</sup>). Leur aspect normal est représenté sur la figure 14, a. Dans un lot d'animaux récoltés dans la

nature, on rencontre toujours, parmi les animaux les plus gros, un certain nombre d'individus qui présentent un doublement soit d'un des yeux, soit des deux à la fois (fig. 14, *b* et *c*). Ce fait, observé aussi chez d'autres espèces de Planaires, a été signalé par divers auteurs, notamment par JÄNICHEN (1897) pour *Pl. gonocephala*, par P. LANG (1913) pour *Pl. polychroa*. On ne le constate jamais chez de jeunes individus. Sur 98 animaux récoltés le 22-XI-28 et choisis parmi les plus gros, j'en ai compté 12 possédant un œil doublé, et 12 deux yeux doublés. La structure des yeux surnuméraires est identique à celle des yeux normaux. Ils sont également en relation avec le système nerveux central.

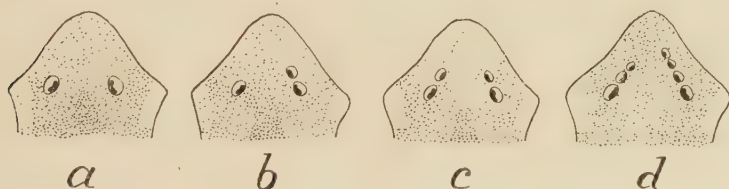


Fig. 14. — Stades d'apparition des yeux surnuméraires.

L'apparition des yeux surnuméraires ne correspond pas à des différences individuelles héréditaires, car les individus qui sont pourvus d'yeux surnuméraires régénèrent, si on les décapite, des têtes normales à une paire d'yeux.

On pourrait aussi supposer que le type normal de l'adulte chez *Pl. gonocephala* comporte deux paires d'yeux. Mais l'apparition des yeux surnuméraires n'est ni constante ni régulière, certains individus en restant toujours dépourvus, tandis que d'autres peuvent acquérir un nombre d'yeux supérieur à 4.

On verra dans la 2<sup>e</sup> partie de ce mémoire que le redoublement des yeux peut être réalisé par la régénération à partir de sections faites dans la région de la tête. Mais j'ai constaté dans mes élevages l'apparition d'yeux surnuméraires indépendamment de toute régénération.

Presque toujours, ces yeux apparaissent devant les yeux normaux et sont d'abord plus petits qu'eux. Quelquefois, la tache pigmentaire de l'œil n'apparaît pas en même temps que

(<sup>1</sup>) Voir notamment les travaux de JÄNICHEN (1897) et de HESSE (1897).

la zone dépigmentée qui l'entoure. En aucun cas, les yeux surnuméraires ne peuvent être considérés comme provenant de la division ou de la dégénérescence des yeux primitifs.

Voici quelques données d'expériences, dont certaines sont relatives à des lots d'animaux dont l'histoire a déjà été présentée plus haut :

*Expérience 7* (fig. 9). Au début de l'expérience, en décembre 1928, les individus se répartissent dans chaque lot ainsi qu'il suit :

|   |           |                                                          |
|---|-----------|----------------------------------------------------------|
| { | Lot (a) : | 9 (yeux normaux) ; 5 (1 œil double) ; 6 (2 yeux doubles) |
|   | Lot (b) : | 10 ; 3 ; 5 ; 4 (1 double, 1 triple)                      |
|   | Lot (c) : | 12 ; 3 ; 4                                               |

Le 26-II-29, le nombre des yeux surnuméraires a augmenté, surtout dans le lot (a), à la température la plus élevée :

|   |           |                |
|---|-----------|----------------|
| { | Lot (a) : | 5 ; 4 ; 11     |
|   | Lot (b) : | 10 ; 2 ; 6 ; 4 |
|   | Lot (c) : | 11 ; 2 ; 6     |

Les 20 animaux du lot (a) étaient placés dans deux cristallisoirs contenant chacun 10 individus. Au début de mars se produisent dans l'un de ces lots des phénomènes de dépression, suivis de la désintégration de la totalité des individus. Les individus de l'autre lot sont encore vivants en juin 1929, et ont même pondu quelques cocons.

Les animaux du lot (b) étaient également répartis dans deux cristallisoirs. Des phénomènes de dépression se produisent dans l'un des cristallisoirs vers le 25-III-29. Ils sont suivis de la désintégration totale d'un individu et de la désintégration de la tête d'un autre individu. Tous les autres ont repris leur activité et ont même continué à pondre.

*Expérience 8* (fig. 10). Les individus provenaient d'un lot d'animaux conservés à jeun au laboratoire depuis 2 mois, et qui présentaient déjà des signes de sénilité ; mais je n'ai choisi que des individus ne présentant aucun œil surnuméraire, le 12 I-29. Des yeux surnuméraires se sont différenciés en grand nombre à partir de mars, la croissance des lots (a) et (b) étant terminée.

Le 1-III-29, dans le lot (a), 3 individus ont un œil doublé ; dans le lot (b), 2 ont deux yeux doublés, 1 un œil doublé ; dans le lot (c), à basse température, aucun œil doublé.

Le 28-V-29, dans le lot (a), sur 9 individus, 5 ont un œil doublé, 3 deux yeux doublés ; dans le lot (b), sur 7 individus, 6 ont deux yeux doublés, 1 deux yeux triplés ; dans le lot (c), sur 9 individus, 1 a un œil doublé, 2 deux yeux doublés.

En élevant des animaux au laboratoire depuis leur sortie du cocon, j'ai pu constater que les premiers yeux surnuméraires

apparaissaient seulement à la fin de la période de croissance et que le phénomène ne devenait bien marqué qu'à partir du début de la période de ponte.

On peut remarquer que la différenciation d'yeux surnuméraires se produit plus activement chez les animaux élevés à haute température. Le phénomène n'est pas lié à une certaine *taille* des individus ; *il se produit à des tailles très diverses suivant la température*. D'autre part, il n'est *pas toujours lié à la ponte* ; en effet, j'ai constaté une augmentation du nombre des yeux dans le cas où la croissance se trouve limitée par une nourriture insuffisante et alors que la ponte ne se produit pas <sup>(1)</sup>. Dans tous les cas, au contraire, la production d'yeux surnuméraires se montre, comme les autres manifestations de la sénilité, *corrélative de la cessation de la croissance*.

Je ne puis ici présenter ni discuter toutes les théories de la sénilité. Je ferai seulement remarquer que les résultats obtenus dans la culture des Protozoaires ou dans la culture *in vitro* des cellules de Métazoaires conduisent à admettre qu'une lignée de cellules qui *se divisent* constamment est susceptible de vivre indéfiniment sans présenter de signes de sénilité. Au contraire, une cellule qui cesse de se diviser est fatalement vouée à la sénilité et à la mort.

Chez un Métazoaire parvenu au terme de sa croissance, on admet qu'il se produit, dans certains tissus au moins, des phénomènes de rénovation, accompagnés de *divisions cellulaires*. Chez les Planaires, il existe même une catégorie de cellules (les *cellules-souches* ou *Stammzellen* des auteurs allemands), qui gardent pendant toute la vie un caractère embryonnaire : les phénomènes de régénération, qui peuvent se produire même en pleine période de sénilité, le témoignent. Néanmoins, l'expérience montre que, même chez les Planaires, *la rénovation normale ne suffit pas à assurer l'équilibre indéfini des tissus somatiques, lorsque la croissance est terminée*.

Il faut ajouter cependant que les individus qui ont survécu à une phase de sénilité peuvent, après quelques mois, croître à nouveau et passer par une nouvelle période de ponte. Mais

(1) Dans l'expérience 9, et notamment dans le lot (c).

Abeloos.

ils n'atteignent pas un poids maximum aussi élevé que lors de leur première phase de croissance, et leur ponte n'est pas aussi abondante. D'autre part, chez ces animaux, les caractères morphologiques de la sénilité ne disparaissent pas. Il survient rapidement une nouvelle phase de sénilité, et de nouveaux yeux surnuméraires s'ajoutent aux anciens. Ainsi, certains animaux conservés au laboratoire depuis près de deux ans (expérience 12, chapitre III) présentent jusqu'à 3 et 4 paires d'yeux (fig. 14, *d*).

---

## CHAPITRE III

### LA RÉVERSIBILITÉ DE LA CROISSANCE : RAJEUNISSEMENT PAR LE JEÛNE ET PAR LA RÉGÉNÉRATION

Les données acquises précédemment permettent maintenant de poser de façon précise le problème de la réversibilité de la croissance :

1° Les caractéristiques qui se trouvent liées à la taille des individus dans le développement normal se retrouvent-elles identiques chez les animaux réduits par le jeûne ou produits par régénération ?

2° Les caractères de sénilité (yeux surnuméraires) régressent-ils sous l'influence du jeûne ou de la régénération ?

3° La croissance se produit-elle, chez des animaux nourris après une période de jeûne, ou chez des animaux produits par régénération, dans les mêmes conditions que chez des animaux de même taille pris en cours de croissance ? La vitesse de croissance et le poids maximum sont-ils identiques dans tous les cas ? Ces questions peuvent se poser pour des animaux ayant déjà passé par une période de sénilité ou pour des animaux soumis au jeûne avant d'avoir atteint cette phase.

#### **1. Les caractéristiques des individus réduits par le jeûne.**

On sait que le jeûne peut être supporté par les Planaires pendant plusieurs mois, et qu'il est accompagné de la régression de certains organes : les glandes vitellogènes, les organes copulateurs, les ovaires et les testicules. Bien qu'on puisse obtenir à partir de Planaires adultes des individus plus petits que des jeunes récemment éclos du cocon, la régression morphologique n'est jamais aussi complète que celle qui a été observée par DAWYDOFF (1924) chez les Némertes. Le maximum

de régression que j'aie observé correspond à un jeûne de 8 mois, subi à une température de 15° à 20° : les animaux, mesurant moins d'un millimètre, rappelaient par leur comportement des animaux séniles en période de « dépression ». A ce stade, les animaux ne peuvent être renourris et sont condamnés à une mort certaine.

J'ai étudié les *variations de poids* de Planaires soumises au jeûne à une température constante et pesées à intervalles réguliers. Si l'on part d'animaux qui viennent d'effectuer un repas, la diminution de poids est d'abord rapide, puis se ralentit, et, deux semaines environ après le repas, elle atteint un *taux* qui se maintient *constant* pendant toute la durée de l'inanition. Ainsi, à 20°, la perte de poids est d'environ 20/100 du poids frais initial et par jour. Le poids de l'animal se trouve réduit de moitié en 3 semaines de jeûne. Le taux de la perte de poids est indépendant du poids initial de l'animal. Il est notablement plus faible à basse température.

J'ai étudié chez des animaux réduits par l'inanition les différents caractères morphologiques dont j'ai montré dans le chapitre précédent les variations au cours de la croissance.

a) Lorsqu'on nourrit à nouveau des animaux réduits par le jeûne, on constate, au 1<sup>er</sup> repas, une augmentation de poids très considérable, indiquant que la *capacité du tube digestif* est, relativement au poids du corps, la même que chez un animal normal de petite taille.

b) La *hauteur des cellules épithéliales* tégumentaires est la même chez les individus réduits par le jeûne que chez les animaux normaux de même longueur. L'inanition est donc accompagnée d'une diminution de la taille cellulaire, en même temps que d'une diminution du nombre des cellules (M. ABELOOS et M. LECAMP, 1929).

c) Les *proportions relatives des différentes parties, le long de l'axe antéro-postérieur* du corps, sont les mêmes chez des animaux réduits par l'inanition que chez des animaux normaux de taille égale (M. ABELOOS, 1928).

A ces divers points de vue, les phénomènes qui caractérisent la croissance normale se produisent donc en sens inverse au cours de l'inanition.

d) Au contraire, les caractères morphologiques que j'ai considérés précédemment comme des marques de *sénilité* ne disparaissent pas au cours de l'inanition. Ainsi, on peut obtenir, à la suite d'un jeûne prolongé, des animaux d'une taille inférieure à la taille de sortie du cocon, qui possèdent encore des yeux surnuméraires.

## 2. La croissance chez les animaux réduits par le jeûne.

*Expérience 3* (Tableau V). Les animaux des lots (a) et (b), mis en expérience le 10-I-28, avaient subi préalablement un jeûne de 2 mois, qui avait réduit leur poids sensiblement au quart du poids initial le 15-XI-27. Au 1<sup>er</sup> repas, le poids augmente de 5,8 milligrammes à 8,8 milligrammes ; mais, le 27-I-28, après 15 jours de croissance à 20° et dans des conditions de nutrition maxima, le poids moyen n'est encore que de 11,2 milligrammes.

Si l'on compare cet accroissement à celui qui est réalisé, dans les mêmes conditions externes et à partir d'un poids initial comparable, par les animaux normaux du lot (3) de l'expérience 1, on constate qu'il est notablement plus faible.

*Expérience 11*. 5 *Pl. gonocephala* (poids moyen : 28 mgr.), récoltées à Voisenon, le 9-X-28, à la fin d'une période de ponte, sont mises à l'inanition à 15°. Elles pondent encore un cocon le 15-X, et un autre le 29 X.

Le 29-XI-28, le poids moyen est de 8,7 milligrammes. A partir de ce jour, les animaux sont renourris régulièrement 2 fois par semaine, à une température de 12 à 15°. Après une forte augmentation au 1<sup>er</sup> repas, leur poids ne croît que très lentement en décembre et janvier. Il est de 26 milligrammes, le 19-II-29 ; de 30,5 milligrammes, le 19-III, et atteint un maximum de 33,5 milligrammes, le 22-IV. Les animaux pondent alors 4 cocons en avril, 5 en mai, 4 en juin.

10 Planaires identiques, récoltées en même temps le 9-X-28, avaient été nourries immédiatement, dans des conditions identiques aux précédentes. Leur poids moyen avait atteint, le 13-XI-28, un maximum de 42 milligrammes, et leur ponte avait eu lieu, en novembre et décembre.

Ainsi, les individus ayant traversé une période d'inanition croissent moins rapidement que des individus normaux de même taille, et atteignent un poids maximum plus faible. Voici encore quelques expériences d'une durée plus prolongée.

*Expérience 1*. Les 12 Planaires du lot (1) de l'expérience 1, abandonnées à l'inanition, à 15°, du 24-XII-27 au 10-I-28, pondent 6 cocons. A partir du 10-I-28 (leur poids moyen est alors de 18 mgr.), elles sont renourries, à 15°, tous les 4 jours. Le 20-III-28, leur poids moyen, après un repas, est de 26,5 milligrammes. La ponte se produit alors, et, du 2-IV-28 au 15-VII-28, 27 cocons sont déposés.

Les animaux sont abandonnés à l'inanition le 15-VII-28.

A partir du 15-IX-28, les 8 individus restant sont renourris deux fois par

semaine, toujours à 15°. Le 15-I-29, leur croissance est terminée, et leur poids moyen ne dépasse pas 26 milligrammes, *poids bien inférieur au poids maximum normal dans les conditions de l'expérience*. 2 cocons sont pondus en janvier 29, et 10 cocons d'avril à juin 29.

*Expérience 12.* Un lot d'une quarantaine de Planaires de grande taille, récoltées à Voisenon le 15-XI-27, est nourri en décembre 27 et dépose quelques cocons en janvier 28.

Le 10-I-28, ces animaux (poids moyen : 22 mgr.) sont mis à l'inanition à 20°, jusqu'au 22-III-28.

A cette date, il reste une trentaine d'animaux (poids moyen : 2,2 mgr.), qui sont renourris régulièrement 2 fois par semaine, à une température de 15°. Du 6 au 16-VII-28, 3 cocons sont pondus.

Les animaux sont alors de nouveau abandonnés à l'inanition, du 15-VII-28 au 15-IX-28.

Le 15-IX-28, une vingtaine d'individus (poids moyen : 3 mgr.) sont renourris régulièrement, à une température de 12 à 15°. En janvier 1929, ils atteignent un poids maximum de 32 milligrammes et commencent à pondre. 3 cocons sont pondus en janvier, 2 en février, 7 en mars, 10 en avril, 14 en mai. On voit que cette 3<sup>e</sup> ponte, qui n'a pas été, comme les précédentes, interrompue par l'inanition, est encore assez abondante.

Ajoutons qu'en janvier 1929, tous les animaux de ce lot présentaient au moins 2 paires d'yeux. Certains en possédaient 3 ou 4 paires.

Il résulte de ces expériences, et d'autres analogues dont je ne puis donner ici le détail, que des Planaires peuvent passer successivement par plusieurs périodes de croissance, séparées par des périodes d'inanition prolongées. Mais, ces développements successifs sont de plus en plus lents, et aboutissent à des poids maxima de plus en plus faibles.

L'individu réduit par l'inanition ne possède donc pas le même pouvoir de croissance qu'un individu jeune. Les phénomènes de sénilité qui se manifestent lorsque l'animal est continuellement nourri, et qui l'empêchent de se maintenir indéfiniment à son poids maximum, se produisent donc encore au cours de l'inanition. La division cellulaire, qui accompagne la croissance lorsque l'individu est renourri après une longue période de jeûne, ne suffit pas non plus à faire disparaître ces caractères de sénilité physiologique.

Ainsi, *l'inanition ne provoque pas, ni morphologiquement, ni physiologiquement, de véritable rajeunissement* de l'organisme. Elle peut cependant avoir pour résultat de prolonger la vie, en empêchant la ponte des cocons, et en évitant ainsi à l'individu les crises physiologiques souvent mortelles qui se produisent à la fin de la période de ponte.

### 3. La croissance chez les animaux régénérés.

Dans les expériences qui suivent, j'ai fait régénérer des fragments plus ou moins étendus prélevés sur des animaux adultes et plus ou moins séniles, et j'ai étudié la croissance des petits individus produits par régénération, en les comparant, soit à des individus jeunes, soit à des individus séniles non régénérés.

**Expérience 13.** Une trentaine de *Pl. gonocephala* de grande taille, récoltées à Voisenon le 15-XI-27 sont sectionnées transversalement en deux fragments, au niveau du pharynx, le 30-XI-27, et mises à régénérer à 20°.

A partir du 10-I-28, les fragments antérieurs (lot A) et postérieurs (lot P), — qui n'ont pas encore acquis les proportions d'une Planaire normale, et chez lesquels les parties anciennes sont encore beaucoup plus étendues que les régénérats, — sont renourris, tous les 3 jours, à la température de 20°.

Dans le lot A, le poids moyen est de 3,3 milligrammes, le 10-I-28, de 4,3 milligrammes le 11-I, après le 1<sup>er</sup> repas, et de 7,1 milligrammes, le 26-I-28, après 6 repas.

Dans le lot P, les poids correspondants sont de 2 milligrammes, 2,8 milligrammes et 3,9 milligrammes.

Si l'on compare ces accroissements à ceux des animaux normaux du lot (5) de l'expérience 1, placés dans les mêmes conditions de nutrition et de température, on constate qu'ils sont beaucoup plus faibles.

**Expérience 14.** A partir de Planaires récoltées à Voisenon le 22-XI-28, et choisies parmi les plus grosses, 2 lots sont constitués. Un 1<sup>er</sup> lot (a), comprenant 15 individus, possédant tous un ou deux yeux surnuméraires, est conservé à l'inanition. Dans un 2<sup>e</sup> lot (b), 15 animaux sont sectionnés, le 22 XII-28, et régénèrent une extrémité antérieure normale.

A partir du 18-I-29, les animaux des 2 lots sont renourris régulièrement 2 fois par semaine, à une température de 12°. Le 29-I-29, après un repas, le poids moyen des animaux est de 11,5 milligrammes dans le lot (a), de 13,5 milligrammes dans le lot (b).

Le 21-III-29, les animaux du lot (a) atteignent leur poids maximum (27 mgr.) et commencent à pondre.

Les animaux régénérés du lot (b), dont le poids moyen est alors de 26 milligrammes, continuent au contraire à croître, et atteignent 29,5 milligrammes le 19-IV-29 ; 34,5 milligrammes le 15-V. La ponte ne commence dans ce lot que le 15-V, en même temps que des yeux surnuméraires commencent à apparaître. On peut encore distinguer à ce moment, chez certains individus, les parties régénérées des parties anciennes, grâce à la répartition du pigment.

**Expérience 15.** Au début de janvier 1929, je commence à nourrir des individus produits par régénération à partir de fragments  $\frac{II}{2}$  et  $\frac{III}{2}$  (Voir

fig. 24, *a*) coupés le 30-XI-28 (Expérience 36 de la 2<sup>e</sup> partie). Le 14-I-29, après un repas, le poids moyen dans le lot  $\frac{\text{II}}{2}$  (12 individus) est de 3,4 milligrammes, et, dans le lot  $\frac{\text{III}}{2}$  (12 individus) de 2 milligrammes. En même temps, je nourris, à partir du 15-I-29, dans des conditions identiques aux précédentes, 9 animaux éclos d'un cocon depuis quelques jours. Leur poids moyen est approximativement de 1 milligramme, après un premier repas.

La température de la salle d'élevage est restée comprise entre 12 et 15° jusqu'au début de mai, et les différents lots m'ont fourni des courbes de croissance bien régulières jusqu'à ce moment. Le 15-V-29, le poids moyen est dans le lot  $\frac{\text{II}}{2}$  de 33 milligrammes, dans le lot  $\frac{\text{III}}{2}$  de 27 milligrammes, et de 28 milligrammes dans le lot des jeunes individus. Jusque-là, aucun des individus des 3 lots n'a présenté d'yeux surnuméraires.

La température de la salle d'élevage s'est élevée à ce moment pour quelque temps au-dessus de 15°, ce qui a provoqué la ponte de cocons dans les 3 lots. Seul, le lot des jeunes individus a continué à croître ensuite jusqu'à un maximum de 32 milligrammes, le 10-VI-29.

On voit donc qu'il n'y a, du point de vue de la vitesse de croissance et du poids maximum, qu'une faible différence entre des individus éclos d'un cocon et des individus produits par régénération à partir de fragments  $\frac{\text{II}}{2}$  ou  $\frac{\text{III}}{2}$ .

**Expérience 16.** J'ai élevé dans des conditions identiques à celles de l'expérience précédente des individus produits par régénération à partir de fragments I et II (voir fig. 16, *a*) coupés le 30-XI-28 (Expérience 17 de la 2<sup>e</sup> partie). Le 28-V-29, le poids moyen n'est que de 23 milligrammes dans le lot (I) et de 20 milligrammes dans le lot (II). La ponte débute cependant à ce moment dans les deux lots, par suite de l'élévation de température.

La vitesse de croissance a donc été chez ces animaux bien inférieure à ce qu'elle est dans les différents lots de l'expérience précédente.

Ainsi, l'animal qui a régénéré une fraction de son corps recouvre en partie les potentialités de croissance d'un animal jeune (Expérience 14). Ce rajeunissement ne s'étend qu'aux parties du corps régénérées (Expérience 13). Il est d'autant plus marqué que la régénération s'est produite à partir d'une fraction plus petite de l'individu primitif (Expériences 15 et 16).

L'individu régénéré à partir d'un très petit fragment est réellement comparable à un individu produit par voie sexuée. La régénération équivaut dans ce cas à une sorte de *reproduction asexuée*, et l'on sait que certains organismes peuvent être reproduits indéfiniment par voie asexuée, sans que l'on constate dans la lignée des signes de sénilité.

## RÉSUMÉ DE LA PREMIÈRE PARTIE

1° La durée totale de la croissance post-embryonnaire chez *Pl. gonocephala* est, dans les conditions les plus favorables, de 5 à 6 mois. Pour des conditions externes déterminées, la *vitesse relative de croissance* décroît régulièrement lorsque la taille de l'animal augmente, tandis que la *vitesse absolue* présente un maximum pour des Planaires de taille moyenne. Dans son allure générale, la courbe de croissance est une courbe en S.

2° L'*assimilation* et la *désassimilation* diminuent d'intensité lorsque la taille augmente. L'assimilation diminuant plus vite que la désassimilation, la vitesse relative de croissance, qui est la résultante de ces deux phénomènes opposés, diminue constamment.

3° Lorsque la *fréquence des repas* diminue au-dessous d'une certaine limite, la croissance se trouve ralentie, en même temps que le poids maximum est abaissé.

4° La *température optimum*, à laquelle se produit la croissance la plus rapide, se trouve entre 10° et 15°. Le poids maximum est d'autant plus élevé que la température est plus basse.

Le *poids maximum* est fonction de deux variables : la fréquence des repas et la température. Il peut être atteint, dans tous les cas, soit par voie de croissance, soit par voie de décroissance, et correspond à un équilibre entre l'assimilation et la désassimilation.

5° Les différentes parties qu'on peut distinguer le long de l'axe longitudinal du corps ont chacune leur pouvoir de croissance propre, qui augmente dans le sens antéro-postérieur.

La capacité relative du tube digestif, la taille cellulaire, les proportions des différentes parties du corps varient avec la taille de l'organisme. Ces caractéristiques ont la même valeur

chez des individus réduits par le jeûne et chez des individus de même taille en voie de croissance.

6° La *ponte* des cocons commence à se produire lorsque les animaux atteignent le poids maximum correspondant à la température d'élevage.

7° La cessation de la croissance est suivie d'une phase de *sénilité*, marquée par des phénomènes physiologiques (diminution de poids malgré la prise de nourriture, diminution de la ponte, dépression et désintégration, totale ou partielle, des individus) et morphologiques (modifications dans la répartition du pigment, apparition d'yeux surnuméraires). Le jeûne ne fait pas disparaître les caractères morphologiques de la sénilité.

8° La réduction par le jeûne d'individus adultes peut produire des animaux plus petits que ceux qui éclosent des cocons. Au cours de l'inanition, à 20°, la perte de poids frais est d'environ 20/0 du poids initial par jour.

9° La croissance d'un animal réduit par le jeûne est moins rapide que celle d'un animal normal et aboutit à un poids maximum plus faible.

10° Le pouvoir de croissance d'un individu produit par régénération est d'autant plus comparable à celui d'un animal normal que le fragment qui a régénéré représentait une fraction plus faible de l'individu primitif.

---

## DEUXIÈME PARTIE

# ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA RÉGÉNÉRATION

### CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES

Le pouvoir régénérateur si étendu des Planaires a été reconnu depuis fort longtemps. Cependant, il n'a guère été l'objet d'une étude expérimentale systématique que depuis le début de ce siècle, notamment avec les travaux de T. H. MORGAN (1898-1904). Les travaux expérimentaux les plus poussés qui aient été réalisés en vue de l'analyse du phénomène de régénération chez les Planaires sont certainement ceux de C. M. CHILD, parus entre 1910 et 1920 <sup>(1)</sup>. Ce sont les points de vue introduits par cet auteur qui m'ont le plus guidé dans mes propres recherches.

Les phénomènes histologiques de la régénération chez les Planaires ont été également très étudiés par les auteurs. Bien que je n'aie pas, dans ce travail, envisagé le point de vue histologique, j'ai cru utile cependant de donner ici un bref aperçu des résultats acquis et des problèmes qui se posent encore, la connaissance des faits morphologiques étant la base nécessaire de l'étude expérimentale. Voici les principaux points qu'on peut considérer comme classiques :

1° Il se constitue très rapidement, le long des surfaces de

<sup>(1)</sup> J'en ai donné un exposé en langue française dans des articles de *Biological Reviews* (1927) et de la *Revue Générale des Sciences* (1927).

On ne trouvera pas ici un historique complet des travaux sur la régénération chez les Planaires. L'indication des travaux les plus importants permettra au lecteur de le reconstituer. Les faits les plus saillants doivent d'ailleurs être considérés comme classiques. Seules les données bibliographiques relatives à des faits ou à des points de vue envisagés dans ce travail seront exposées en détail.

section, après la fermeture de la blessure, un blastème de régénération, constitué par des cellules indifférenciées (*cellules de régénération*) aux dépens desquelles vont se différencier de nouveaux organes.

2° Il existe normalement, dans le parenchyme des Planaires, des cellules libres, d'origine embryonnaire et restées indifférenciées (*cellules souches*, ou *Stammzellen* des auteurs allemands), que l'on peut voir, à certains moments, se différencier en cellules sexuelles ou en cellules vitellines. On s'accorde généralement pour attribuer à ces cellules, véritables blastomères (M. PRENANT, 1922), une potentialité totale, et pour les considérer comme étant, au moins en partie, l'origine des cellules de régénération.

La constitution du blastème est-elle due à la migration des cellules-souches présentes dans les parties du corps plus ou moins voisines de la tranche de section, ou bien à la division sur place d'un petit nombre de ces éléments? Le fait que les coupes montrent, notamment chez *Planaria gonocephala*, des mitoses éparses dans tout le parenchyme, et non particulièrement nombreuses dans le blastème de régénération, est en faveur de la première hypothèse. L'étude de la courbe de croissance des régénérats nous fournira une confirmation de cette notion.

3° La croissance et la différenciation des régénérats, le long des surfaces de section, sont généralement insuffisantes pour assurer la transformation complète d'un fragment de Planaire en un individu normal par son organisation et ses proportions : il intervient, en sus de la régénération proprement dite, des phénomènes particuliers, se traduisant par un remaniement de l'organisation des parties anciennes, et que MORGAN (1901) a proposé de désigner par le terme de *morphallaxis*. La part des deux phénomènes, — régénération proprement dite ou *epimorphose* et remaniement des parties anciennes ou *morphallaxis*, — dans la restitution de la forme varie selon les espèces, et, dans une même espèce, selon la région du corps, la taille des fragments, etc. On verra que l'étude expérimentale m'a permis d'aborder ce point intéressant.

Par quel mécanisme histologique se produisent les phénomènes de *morphallaxis*? Il paraît bien établi (STEINMANN, 1908,

1926; P. LANG, 1912; VANDEL, 1921, etc.) qu'il se produit, dans certains organes au moins, des phénomènes de *dédifférenciation*, semblables à ceux que l'on peut constater dans les tissus explantés, et que les cellules résultant de cette dédifférenciation, ayant pris les caractères des cellules de régénération, peuvent servir à l'édification de nouveaux organes, soit sur place, soit après avoir subi une migration.

Ces phénomènes de dédifférenciation et de redifférenciation cellulaires, — qui sont d'ailleurs analogues à ceux qui se produisent au cours de l'inanition, — soulèvent une importante question : les cellules dédifférenciées récupèrent-elles une potentialité totale, pour devenir identiques, à ce point de vue, aux cellules souches, ou, bien conservent-elles, malgré leur absence de différenciation morphologiquement apparente, une sorte de différenciation potentielle, qui ne leur permettrait que de reprendre le genre de différenciation qu'elles possédaient antérieurement ? Ce problème de la *spécificité cellulaire* est un des plus intéressants qui soient soulevés par les phénomènes de régénération, et, dans beaucoup de cas, il n'a pas encore reçu sa solution définitive.

Laissant de côté les problèmes purement histologiques de la régénération, pour la solution desquels la technique histologique semble avoir déjà fourni les principaux résultats qu'on pouvait attendre d'elle, je me suis attaché aux problèmes morphogénétiques, en entreprenant une étude à la fois descriptive et expérimentale de la croissance et de la différenciation des régénérats. Ces problèmes ont été, dans ces dernières années, l'objet d'importants travaux chez les Amphibiens, notamment de la part de GUYÉNOR et de ses collaborateurs. Ces travaux ont montré que les phénomènes de différenciation dans les parties régénérées étaient essentiellement sous la dépendance des parties anciennes différenciées qui servent de base au régénérat.

J'ai cherché à réaliser systématiquement le plus grand nombre de types possibles de fragments, dans le but d'étudier, dans tous les cas, l'influence des parties anciennes différenciées sur la régénération. La possibilité de la régénération à la suite des principaux types de sections a déjà été reconnue et on pouvait prévoir, d'après ces données classiques, que la transformation

d'un fragment ne consistait pas en une disparition totale de son organisation, suivie d'une réorganisation nouvelle entièrement indépendante. L'existence des faits de *morphallaxis*, dont l'étendue et la signification n'ont pas toujours été bien saisies, laissait cependant régner quelque confusion sur ce point. On verra qu'il résulte de l'ensemble de mes observations que, dans tous les cas, la réorganisation des fragments se modèle sur l'organisation préexistante, et que, chez les Planaires comme chez les Amphibiens, la différenciation de nouveaux organes est dirigée par la différenciation des parties anciennes.

Je me suis efforcé, dans cette étude, de faire intervenir des éléments susceptibles de mesure. L'introduction en biologie de *méthodes quantitatives* a conduit l'astronome QUÉTELET et le physicien MENDEL à fonder deux grandes branches de la Biologie moderne, la biométrie et la génétique. Dans ces domaines, une description quantitative précise des phénomènes a suggéré de fécondes hypothèses sur leur mécanisme intime, et il est permis de penser que l'introduction de ces méthodes dans la « mécanique du développement » peut faire progresser notre connaissance des lois de la morphogénèse. L'étude quantitative des phénomènes de régénération a été inaugurée par DRIESCH et par MORGAN pour la Tubulaire, réalisée sur une vaste échelle par CHILD sur *Planaria dorotocephala*, et par J. LÖB dans ses études sur *Bryophyllum calycinum*. Chaque fois, la méthode s'est montrée féconde en résultats et en suggestions nouvelles.

L'étude des phénomènes de régénération peut, comme celle de tout phénomène de développement, être envisagée à deux points de vue différents : soit au point de vue de leur résultat, c'est-à-dire de la nature et de la forme de l'organe régénéré, soit au point de vue de leur durée. CHILD, dans ses travaux sur les Planaires, s'est toujours placé au premier de ces points de vue, en étudiant l'influence des conditions internes et externes sur la fréquence des régénérations de têtes normales (*head-frequency*) relativement aux régénérations anormales. Sans négliger ce point de vue morphologique évidemment fondamental, j'ai cherché, en introduisant la mesure du temps, à définir dans la régénération des vitesses de *croissance* et de *différenciation*.

La vitesse de croissance d'un régénérat peut être définie comme la masse de nouveaux tissus formée en un temps donné. En pratique, j'ai mesuré les diamètres longitudinal et transversal des régénérats sur des fragments fixés en extension, par le procédé déjà décrit, à des époques variables après la section.

La vitesse de différenciation peut être définie comme l'inverse du temps nécessaire à la réalisation d'une certaine structure morphologique. Le seul organe qui se prête à des mesures précises est l'œil, car son apparition est très régulière et peut être déterminée sur l'animal vivant. L'aspect normal des yeux de *Planaria gonocephala* a déjà été décrit précédemment (fig. 14, a). Au cours de la régénération, l'œil apparaît

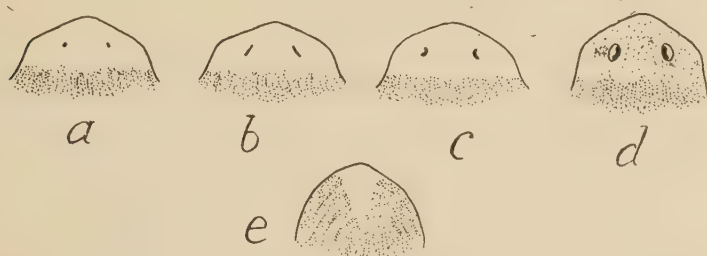


Fig. 15.

d'abord comme un simple amas de pigment noir, circulaire ou plus ou moins allongé (fig. 15, a et b). Cette tache pigmentaire grossit en devenant plus sombre ; elle prend ensuite l'aspect réniforme (fig. 15, c) et s'entoure enfin d'une zone dépigmentée (fig. 15, d). J'ai défini conventionnellement comme *temps de différenciation des yeux* le temps qui s'écoule entre la section et le moment où les yeux se présentent comme deux taches noires nettement indiquées (fig. 15, a ou b).

Dans une série de fragments, comparables du point de vue des conditions internes et placés dans des conditions externes identiques, les yeux en régénération ne sont pas toujours exactement au même stade au même moment : il y a toujours des différences individuelles incontrôlables. Il convient donc d'opérer toujours sur un certain nombre d'individus (au moins 6, souvent 10 ou 20). Des différences individuelles notables sont exceptionnelles, et il suffit généralement de tenir compte de la majorité des individus. Dans les cas où la variabilité est plus grande, on peut adopter le procédé suivant. Je distingue conventionnellement trois stades dans le début de la différenciation des yeux :

1) Yeux à peine indiqués (*à p. ind.*) : taches à peine visibles.  
 2) Yeux nettement indiqués (*nt. ind.*) : taches plus foncées nettement visibles.

3) Yeux nettement marqués (*nt. marg.*) : taches réniformes.

Les fragments d'un même lot sont répartis entre ces trois catégories et les nombres de fragments dans chaque catégorie sont multipliés respectivement par les coefficients 1, 2 et 3. On ajoute les nombres obtenus, et on considère comme l'époque de différenciation des yeux le moment où le nombre total atteint le double du nombre des fragments.

On constate plus ou moins fréquemment dans la régénération des yeux des anomalies qui seront décrites en détail pour chaque expérience. Une anomalie peu prononcée mais assez fréquente consiste en ce que les deux yeux d'un même fragment ne se différencient pas simultanément. Dans ce cas, je fais intervenir, dans le calcul décrit ci-dessus, chaque œil séparément, en l'affectant d'un coefficient 1/2. Assez fréquemment aussi dans certains types de régénération, on constate que la zone dépigmentée de l'œil apparaît avant que la tache pigmentée ne se différencie. Cette anomalie sera signalée sous le nom d'« œil blanc ». Enfin, il peut arriver que la blessure causée par la section se cicatrise sans qu'aucune trace de différenciation ne se manifeste, — même au bout d'un temps prolongé, — dans le tissu de cicatrisation (fig. 13, *e*).

J'envisagerai tout d'abord la régénération le long de sections transversales du corps, puis la régénération le long de sections sagittales (régénération latérale), et j'essaierai de ramener les autres types de sections à ceux-là. Dans les différents types de régénération, on peut avoir à envisager l'influence des diverses conditions internes et externes : 1° sur le temps de différenciation de l'œil, 2° sur la vitesse de croissance des régénérats, 3° sur les caractères morphologiques plus ou moins normaux des têtes régénérées, c'est-à-dire sur ce qu'on peut appeler avec CHILD la « fréquence de la tête » ; 4° sur la production des formes hétéromorphiques bipolaires.

Ces diverses caractéristiques de la régénération, notamment la vitesse de différenciation des yeux, dépendent de nombreux facteurs internes et externes, qu'il est nécessaire de faire varier isolément. Cette méthode entraîne à instituer des expériences très nombreuses, toujours accompagnées d'expériences

témoins. Comme chaque expérience doit être réalisée avec un certain nombre d'individus, on comprend la nécessité d'un matériel très abondant pour toute étude expérimentale de ce genre.

Les deux premiers chapitres (chapitres IV et V) seront consacrés à la régénération à partir de sections transversales. Dans le chapitre IV, j'envisagerai les facteurs internes qui influent sur la régénération chez tout individu. Dans le chapitre V, j'étudierai comparativement la régénération chez des individus différant par leur taille ou par certaines conditions physiologiques, internes ou externes. Le chapitre VI sera consacré aux autres types de sections.

---

## CHAPITRE IV

### LA RÉGÉNÉRATION A PARTIR DE SECTIONS TRANSVERSALES

J'envisagerai ici la régénération d'un fragment délimité par une ou par deux sections transversales (fig. 16, *b* et *c*). Si les deux sections sont faites simultanément, les seuls facteurs internes qui peuvent influencer la régénération des yeux chez un individu donné sont : 1° le *niveau de la section* antérieure à partir de laquelle est régénérée la tête ; 2° la *longueur du fragment*, c'est-à-dire la distance qui sépare les deux sections, ou la distance de la section unique à l'extrémité postérieure du corps.

#### 1. La régénération aux différents niveaux de l'axe antéro-postérieur.

Le niveau qu'occupait dans l'individu primitif la section limitant antérieurement le fragment a toujours une influence prédominante sur les différentes caractéristiques de la régénération.

##### a) *Influence du niveau de la section sur le temps de différenciation des yeux.*

Cette influence a été reconnue par quelques auteurs, notamment par P. LANG (1912) pour *Pl. polychroa* et *Pl. gonocephala*. P. LANG sectionne des Planaires par une section transversale, passant à différents niveaux, et conclut que les yeux apparaissent, dans les fragments postérieurs, d'autant plus tôt que la section est plus proche de la tête de l'individu primitif. Cependant, le détail de ses expériences, portant sur un petit nombre d'individus, semble insuffisamment probant. Le mode opé-

ratoire est d'ailleurs défectueux, car les fragments comparés ne sont pas égaux en taille. D'autre part, un certain nombre d'auteurs (RANDOLPH, 1897 ; STEVENS, 1907 ; ZWEIBAUM, 1915) ont nié toute influence du niveau de la section sur la durée de la régénération dans les fragments.

Voici le type d'expériences qui m'a permis d'établir clairement cette influence. Je choisis dans un même lot de Planaires de même provenance, qui ont été soumises avant l'expérience aux mêmes conditions de milieu, des individus aussi identiques que possible par leur taille. Ces animaux sont décapités à un

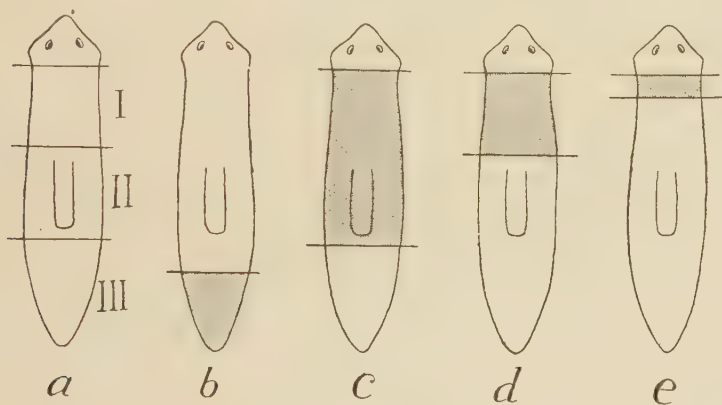


Fig. 16.

même niveau (fig. 16, a), et le reste du corps est coupé en un certain nombre (3, 4, 6, 8) de fragments, de longueurs aussi égales que possible (fig. 16, a). Les fragments des différents niveaux sont placés dans des cristallisoirs identiques, maintenus côte à côte dans les mêmes conditions externes, généralement à la température constante d'une étuve. Cette expérience a été réalisée un grand nombre de fois, avec des animaux pris dans des conditions physiologiques variées, et placés dans des conditions de milieu (température, lumière, etc.) également très variées. Elle a toujours donné le même résultat. Voici, à titre d'exemple, le détail d'une expérience de ce type :

*Expérience 17.* 10 *Pl. gonocephala*, récoltées à Voisenon le 22-XI-28, choisies parmi les plus grosses (longueur, mesurée sur le frais : environ 15 millimètres). Après quelques jours de jeûne dans l'étuve à 20°, elles sont opérées le 30-XI, à 18 heures, comme l'indique la figure 16, a. La régéné-

ration a lieu à 20°. Les résultats sont résumés dans le tableau VI ci-dessous <sup>(1)</sup>.

TABLEAU VI (Expérience 17).

| Dates                                 | 40 morceaux I                                                     | 40 morceaux II                                                                                                      | 40 morceaux III                                                                                |
|---------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 5-XII<br>(10 heures)<br>(4 jours 1/2) | { 5, 2 yeux nt. ind.<br>4, 2 yeux à p. ind.<br>1, 1 œil à p. ind. | { 4, 2 yeux à p. ind.<br>5, 1 œil à p. ind.<br>4, rien                                                              | 10, rien                                                                                       |
| 6-XII<br>(5 jours 1/2)                | 10, 2 yeux nt. marg.<br>(quelques pharynx)                        | { 1, 2 yeux nt. ind.<br>3 { 1 œil nt. ind.<br>1 œil à p. ind.<br>3, 1 œil nt. ind.<br>1, 1 œil à p. ind.<br>2, rien |                                                                                                |
| 7-XII<br>(6 jours 1/2)                |                                                                   | { 5, 2 yeux nt. ind.<br>2 { 1 œil nt. ind.<br>1 œil à p. ind.<br>2, 1 œil nt. ind.<br>1, rien                       | { 1, 1 œil nt. ind.<br>2, 2 yeux à p. ind.<br>4, 1 œil à p. ind.<br>3, rien                    |
| 8-XII<br>(7 jours 1/2)                |                                                                   |                                                                                                                     | { 4, 2 yeux à p. ind.<br>3, 1 œil nt. ind.<br>1 { 1 œil nt. ind.<br>1 œil à p. ind.<br>2, rien |
| 10-XII<br>(9 jours 1/2)               |                                                                   |                                                                                                                     | { 6, 2 yeux nt. marg.<br>1, 1 œil nt. marg.<br>1, rien<br>2, anormales                         |
| 17-XII<br>(17 jours)                  | 10, 2 yeux normaux<br>complètement différenciés                   | { 9, 2 yeux normaux<br>1, anormale                                                                                  | { 8, 2 yeux normaux<br>2, anormales                                                            |

En adoptant les conventions indiquées précédemment, on peut exprimer les résultats de cette expérience en disant que la « différenciation des yeux » a lieu, dans les trois séries de fragments, respectivement en 5 jours, 7 jours et 9 jours. En examinant le détail, on peut voir que, si l'on considère la majorité des fragments, il n'y a pas chevauchement entre les différentes séries, et le retard des fragments postérieurs apparaît nettement.

Les formes anormales obtenues dans cette expérience sont figurées sché-

(1) Voir dans les considérations préliminaires l'explication des notations employées.

matiquement dans la fig. 17, dans l'état où elles étaient le 17-XII-28. L'individu anormal du lot II (fig. 17, *a*) présente une seule tache oculaire, médiane, mais semblant normalement constituée. Parmi les deux individus anormaux du lot III, l'un (fig. 17, *b*) présente, en sus des deux yeux normaux, une tache médiane, d'ailleurs apparue avant ceux-ci ; l'autre, dont le régénérat présentait, depuis le 10-XII-28, une forme anormale, ne possède encore qu'une seule tache oculaire (fig. 17, *c*).



Fig. 17. — Régénérations anormales (expérience 17).

Les autres expériences du même type accusent des différences du même ordre de grandeur pour le temps de différenciation des yeux entre les fragments des différents niveaux : les temps de différenciation des yeux sont de 4 jours  $1/2$ , 6 jours et 8 jours dans une expérience conduite à  $20^{\circ}$  ; de 8 jours, 12 jours et 14 jours à  $14^{\circ}$ . Voici les conclusions qu'on peut tirer de l'ensemble des expériences de ce type :

1° *Le temps de différenciation des yeux augmente progressivement des morceaux antérieurs aux morceaux postérieurs.*

2° *Les variations individuelles dans un même lot sont plus marquées aux niveaux postérieurs.*

3° *Les inégalités dans les temps de différenciation des deux yeux d'un même fragment sont d'autant plus fréquentes que la section est plus postérieure. On n'observe presque jamais cette inégalité dans les régions voisines de la tête.*

4° *Les anomalies dans la régénération de la tête sont d'autant plus fréquentes que les fragments proviennent d'une région plus éloignée de la tête.*

Ce dernier fait apparaît de façon particulièrement nette dans une expérience, qui sera relatée ultérieurement (Expérience 23, tableau XIII) et dans laquelle des Planaires de grande taille, fournissant une forte proportion de régénérations anormales, ont été sectionnées en huit fragments égaux. On peut l'exprimer en disant que la *fréquence de la tête*, suivant la terminologie de CHILD, diminue progressivement, comme la

vitesse de différenciation des yeux, dans le sens antéro-postérieur.

Ce résultat est en accord avec celui obtenu par CHILD chez *Planaria dorocephala*, où la fréquence de la tête diminue dans le sens antéro-postérieur, dans l'étendue du 1<sup>er</sup> zooïde. Chez *Pl. gonocephala*, qui n'est pas scissipare, le corps ne doit comporter qu'un seul zooïde. Le résultat de l'expérience, conforme à cette prévision, montre bien que l'augmentation de fréquence de la tête aux niveaux postérieurs du corps, constatée par CHILD chez *Pl. dorocephala*, est en relation avec l'existence de la scissiparité dans cette espèce.

CHILD a proposé une interprétation de ces variations de la fréquence de la tête, basée sur son hypothèse du gradient physiologique axial. D'après lui, les formes anormales de têtes produites par régénération, — formes qui semblent d'ailleurs plus fréquentes et plus variées chez *Pl. dorocephala* que chez *Pl. gonocephala*, — résulteraient d'une inhibition plus ou moins complète du métabolisme du régénérat, inhibition due au métabolisme élevé régnant dans les tissus anciens du fragment, stimulés par leur isolement des autres parties du corps (<sup>1</sup>). Je discuterai plus loin cette interprétation. Je ferai remarquer dès maintenant que, chez *Pl. gonocephala*, les formes anormales se produisent le plus fréquemment dans les régions du corps où la différenciation de la tête régénérée est la plus lente, et que, dans les lots qui donnent naissance à de telles anomalies, celles-ci apparaissent dans des fragments dont la différenciation se trouve exceptionnellement retardée par rapport aux autres.

b) *Influence du niveau sur la vitesse de croissance du régénérat et sur la longueur de la tête régénérée.*

Les variations de la vitesse de différenciation des yeux suivant le niveau sont toujours de même sens et du même ordre de grandeur, quelles que soient les conditions externes. Elles sont donc liées à des conditions internes et, en quelque sorte, à l'individualité de la Planaire. Guidé par l'hypothèse du gra-

(<sup>1</sup>) Cf. M. ABELOOS (1927).

*dient physiologique* de CHILD, qui suppose une diminution graduelle de l'intensité du métabolisme des différents niveaux à partir de l'extrémité antérieure de l'animal, j'avais d'abord supposé que le retard de la régénération dans les régions postérieures était dû à une activité moindre dans la formation ou la croissance du blastème de régénération.

Pour vérifier cette interprétation, j'ai entrepris de mesurer la vitesse de croissance des régénérats aux différents niveaux. D'autre part, comme la croissance et la différenciation peuvent, *a priori*, se poursuivre indépendamment l'une de l'autre, j'ai mesuré non seulement la longueur totale des régénérats, mais la distance des yeux régénérés à l'extrémité antérieure du régénérat (*longueur préoculaire*), ainsi que la distance qui sépare transversalement les deux yeux (*écartement des yeux*).

Dans les expériences de ce type, je pars d'un grand nombre (30-50) d'animaux aussi identiques que possible, opérés tous le même jour, suivant le schéma de la fig. 16, *a*, par exemple. A des époques échelonnées après l'opération, je fixe en extension, par le procédé habituel, un certain nombre (10) de fragments choisis au hasard dans chaque lot (I, II et III, fig. 16, *a*) pour mesurer leurs régénérats. J'admets que, pour chaque lot, les dimensions moyennes observées aux différentes époques permettent de représenter l'évolution du régénérat chez un individu moyen hypothétique.

**Expérience 18.** Environ 60 Planaires, récoltées à Voisenon le 22-XI-28 et choisies parmi les plus grosses, conservées au laboratoire et nourries depuis cette époque à une température de 12 à 15°, sont opérées le 5-II-29, suivant le schéma de la fig. 16, *a*. La régénération a lieu à l'étuve à 19°. A des époques régulièrement échelonnées à partir du jour de l'opération, environ 10 fragments sont prélevés dans chaque lot et fixés en extension dans l'acide nitrique à 0,5 0/0. Je mesure sur chaque fragment, à l'aide d'un micromètre oculaire, la longueur totale du régénérat suivant l'axe antéro-postérieur, la longueur préoculaire, et la distance transversale des deux yeux.

Le tableau suivant (*Tableau VII*) indique chaque fois les moyennes des mesures relatives aux 10 fragments choisis, l'unité de longueur, arbitraire, étant la division de mon micromètre. 60 divisions correspondent à un millimètre.

Les dimensions correspondant aux 10 individus sont, dans la plupart des cas, bien groupées autour de leur moyenne et, dans leur majorité, s'en écartent peu. La variabilité est cependant plus grande pour les morceaux III. Je donne dans le *tableau VIII*, à titre d'exemple, le détail des mesures effectuées le 14-II-29, dans les 3 lots. Les nombres figurant dans une même colonne correspondent à un même fragment.

TABLEAU VII (Expérience 18).

| Dates        |                                    | 8-II-29<br>(3 jours) | 14-II<br>(6 jours) | 14-II<br>(9 jours)       | 18-II<br>(13 jours) | 22-II<br>(17 jours) | 26-II<br>(21 jours) |
|--------------|------------------------------------|----------------------|--------------------|--------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Morceaux I   | Yeux . . . . .                     | rien                 | nt. marq.          | nt. formés<br>reniformes | 47,5                | 53,5                | 51,5                |
|              | Longueur totale du régénérat. . .  | 13,5                 | 26,5               | 36,5                     |                     |                     |                     |
|              | Longueur préoculaire régénérée . . |                      | 46                 | 24                       | 30                  | 34                  | 32                  |
|              | Ecartement des yeux. . . . .       |                      | 21                 | 24,5                     | 26                  | 29                  | 27                  |
| Morceaux II  | Yeux. . . . .                      | rien                 | indiqués           | nt. marq.                | 43                  | 50                  | 51,5                |
|              | Longueur totale du régénérat. . .  | 42                   | 21,5               | 34                       |                     |                     |                     |
|              | Longueur préoculaire régénérée . . |                      | 40                 | 47,5                     | 24,5                | 23                  | 28                  |
|              | Ecartement des yeux. . . . .       |                      |                    | 20                       | 24,5                | 23                  | 23                  |
| Morceaux III | Yeux. . . . .                      | rien                 | rien               | indiqués                 | nt. marq.           |                     |                     |
|              | Longueur totale du régénérat. . .  | 44                   | 20                 | 31                       | 39                  | 42,5                | 47                  |
|              | Longueur préoculaire régénérée . . |                      |                    | 46                       | 49                  | 20                  | 22                  |
|              | Ecartement des yeux. . . . .       |                      |                    | 47                       | 49,5                | 48,5                | 46,5                |

TABLEAU VIII (Expérience 18).

[illegible]

*Expérience 19.* Expérience du même type, mais portant sur un nombre moins grand d'individus. 30 *Pl. gonocephala*, récoltées à Voisenon le 9-X-28, opérées le 12-X-28 (fig. 16, a). La longueur préoculaire des têtes coupées est alors d'environ 50 divisions du micromètre. La régénération a lieu à 20°. 5 individus sont sacrifiés dans chaque lot, aux dates indiquées dans le *tableau IX* où sont portées les moyennes des mensurations.

TABLEAU IX (Expérience 19).

| Dates                |                                                                     | Morceaux I                 | Morceaux II           | Morceaux III         |
|----------------------|---------------------------------------------------------------------|----------------------------|-----------------------|----------------------|
| 16-X-28<br>(4 jours) | Longueur du régénérat .<br>Yeux . . . . .                           | 22<br>rien<br>ou à p. ind. | 21                    | 20                   |
| 17-X<br>(5 jours)    | Longueur du régénérat .<br>Longueur préoculaire .<br>Yeux . . . . . | 28<br>16<br>nt. ind.       |                       |                      |
| 18-X<br>(6 jours)    | Longueur du régénérat .<br>Longueur préoculaire .<br>Yeux . . . . . |                            | 31<br>13<br>nt. ind.  | 24<br>rien           |
| 19-X<br>(7 jours)    | Longueur du régénérat .<br>Longueur préoculaire .<br>Yeux . . . . . | 35<br>20<br>nt. formés     | 30<br>13<br>nt. marq. | 33<br>12<br>nt. ind. |
| 23-X<br>(11 jours)   | Longueur du régénérat .<br>Longueur préoculaire .                   | 48<br>29                   | 44<br>18              | 40<br>20             |
| 27-X<br>(15 jours)   | Longueur du régénérat .<br>Longueur préoculaire .                   | 57<br>29                   | 51<br>24              | 47<br>21             |

La figure 18 représente, d'après les moyennes de mensurations faites sur les animaux de l'expérience 19, les fragments des trois niveaux, 4 jours, 7 jours et 15 jours après l'opération. On remarquera que le régénérat antérieur a, à son début, une forme-différente dans les trois séries de fragments, ce qui semble tenir à un état de contraction des régions voisines de la section plus prononcé dans les morceaux postérieurs. Un peu plus tard, ces différences disparaissent.

*Discussion des résultats.* — 1° Les résultats des expériences précédentes permettent de construire, pour les trois catégories de fragments, la *courbe de croissance en longueur du régénérat antérieur* : les courbes de la figure 19 ont été construites d'après les données de l'expérience 18. On voit que ces courbes

sont constamment concaves vers les longueurs décroissantes : on peut donc dire que la *vitesse de croissance des régénérats diminue constamment depuis le début de la régénération*.

Cette allure particulière de la croissance semble assez exceptionnelle dans les phénomènes de régénération. Quelques auteurs (M. L. DURBIN, 1909 ; M. M. ELLIS, 1909 ; ZELENY, 1917 ;

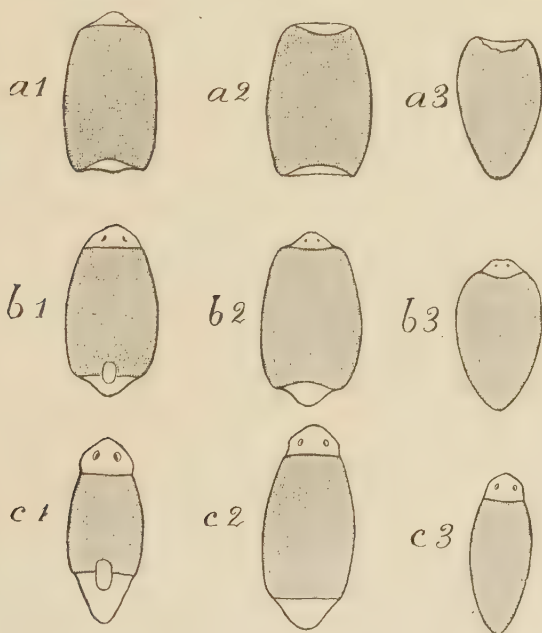


Fig. 18. — *a1*, *a2*, *a3*, fragments I, II et III (fig. 16, *a*), fixés après 4 jours de régénération à 20°; *b1*, *b2*, *b3*, après 7 jours; *c1*, *c2*, *c3*, après 15 jours.

KOLLMANN, 1927) ont étudié, chez les Amphibiens, adultes ou larvaires, la croissance des régénérats de queue : la courbe de croissance des régénérats est, dans tous ces cas, une courbe en S.

Il est possible d'interpréter l'ensemble des observations de la façon suivante. Chez les Amphibiens, l'intensité de la prolifération dans le blastème de régénération serait maxima au début de la régénération et diminuerait ensuite constamment jusqu'à la restitution complète des parties enlevées. Mais la croissance se trouverait retardée au début, d'une part par les remaniements histologiques qui précèdent la constitution du blastème,

d'autre part par le fait que la croissance du régénérat résulte ici de la prolifération *in situ* d'éléments d'abord peu nombreux : la vitesse de croissance du régénérat, étant proportionnelle à chaque instant à sa masse, est nécessairement lente au début.

Chez les Planaires, au contraire, d'une part les phénomènes de cicatrisation sont très rapides, d'autre part les « cellules de régénération » (« cellules souches » ou cellules dédifférenciées) ne prennent pas naissance dans le régénérat même et apparaissent d'emblée très nombreuses le long de la surface de section.

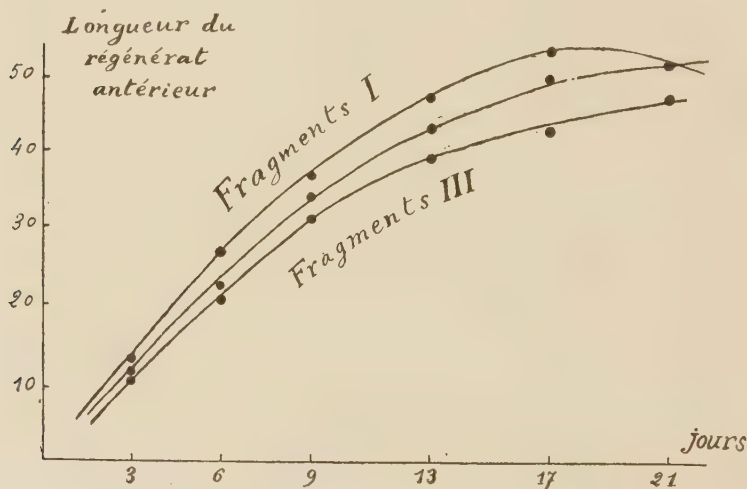


Fig. 19. — Courbes de croissance des régénérats dans les fragments I, II, III (fig. 16, a).

La vitesse de croissance du blastème, n'étant pas sous la dépendance de sa masse déjà acquise, peut être rapide dès le début.

On remarquera que les régénérats, après avoir atteint leur longueur maxima, subissent une décroissance, visible sur la courbe relative aux morceaux I, et qui correspond à l'effet de l'inanition à laquelle est soumise le fragment.

2° Si l'on compare maintenant la longueur des régénérats dans les trois séries de fragments, on constate une légère avance à l'avantage des morceaux antérieurs, mais les différences sont d'un ordre de grandeur beaucoup plus faible que celles qu'on observe pour le temps de différenciation des yeux.

3° La largeur de la tête régénérée, mesurée par l'écartement

des yeux, décroît des morceaux antérieurs aux morceaux postérieurs.

4° Les mesures effectuées sur la région préoculaire des régénérats montrent qu'au début de la différenciation de la tête, la longueur préoculaire est sensiblement la même aux différents niveaux, mais que la première différenciation des yeux a lieu, aux niveaux postérieurs, dans des régénérats plus longs qu'aux niveaux antérieurs.

Le rapport de la longueur préoculaire régénérée à la longueur totale du régénérat, au moment de l'apparition des yeux, décroît en effet des morceaux I aux morceaux III : d'après les données de l'expérience 19, il est de :

$$\frac{16}{28} = 0,6 \qquad \frac{13}{31} = 0,4 \qquad \frac{12}{33} = 0,35$$

pour les morceaux I, II et III respectivement. Ces différences dans les proportions des parties régénérées subsistent aux stades ultérieurs de la différenciation. Ainsi, les mêmes rapports, calculés d'après les données de l'expérience 18, sont, pour le 9<sup>e</sup> jour de régénération :

$$\frac{24}{36,5} = 0,65 \qquad \frac{17,5}{34} = 0,5 \qquad \frac{16}{31} = 0,5$$

et, pour le 13<sup>e</sup> jour :

$$\frac{30}{47,5} = 0,63 \qquad \frac{24,5}{43} = 0,6 \qquad \frac{19}{39} = 0,5$$

CHILD (1906) a déjà signalé que, chez *Planaria maculata*, la distance des yeux régénérés à la surface de section augmentait des morceaux antérieurs aux morceaux postérieurs, dans l'étendue du 1<sup>er</sup> zooïde. Ce fait doit être également rapproché d'observations de DRIESCH (1899) et de CHILD (1907, 1915) relatives à la régénération des polypes dans des segments de tronc chez les Tubulaires : la longueur de tronc dans laquelle apparaissent les ébauches des deux rangées de tentacules du polype et les proportions relatives des différentes parties du polype régénéré dépendent du niveau de la section dans le tronc primitif.

Selon CHILD, les proportions des parties différenciées dans le régénérat seraient sous la dépendance de l'intensité du métabolisme dans les tissus en régénération : plus ce métabolisme

serait élevé, plus les organes antérieurs seraient prédominants. Cette conception permettrait d'interpréter les phénomènes que nous observons chez les Planaires : la tête occuperait une fraction plus étendue du régénérat dans les morceaux I que dans les morceaux postérieurs, parce que le métabolisme serait plus intense dans les premiers. L'hypothèse d'une différence de métabolisme entre les régénérats des différents niveaux a déjà permis à CHILD d'interpréter, comme on l'a vu, les variations de la « fréquence de la tête ». Néanmoins, certaines de mes observations, qui seront relatées plus loin, ne sont pas en accord avec cette conception, basée uniquement sur la considération de l'activité métabolique.

Aussi proposerai-je une autre interprétation des faits. J'admets que chaque régénérat représente d'emblée toutes les parties manquantes, qui doivent s'y différencier. Ainsi, dans les morceaux II et III, la différenciation du régénérat commence bien, comme dans les morceaux I, par son extrémité antérieure, c'est-à-dire par la différenciation de la tête ; mais cette tête n'utilise qu'une fraction de la longueur du régénérat et est séparée des parties anciennes par une zone, encore indifférenciée, qui représente, en quelque sorte en raccourci, toutes les parties intermédiaires. Ces parties se différencieront ensuite progressivement, grâce à l'extension de cette *zone intercalaire*.

Les faits observés dans la différenciation des régénérats chez *Pl. gonocephala* se retrouvent dans d'autres phénomènes de régénération, auxquels peut s'appliquer également l'interprétation proposée. Ainsi, d'après des observations personnelles sur la régénération des membres chez *Triton cristatus*, la différenciation des régénérats débute là aussi par celle de l'organe le plus distal, c'est-à-dire l'autopode. Si la section est faite dans le carpe, par exemple, la totalité du régénérat se différencie en un autopode. Si la section est plus proximale, si elle passe par exemple dans le stylopode ; la différenciation du régénérat est un peu plus tardive et l'autopode, dès sa première différenciation, ne couvre qu'une faible fraction de la longueur du régénérat : celui-ci représente donc d'emblée la totalité des parties à restituer.

Une loi très générale, qui s'applique à la régénération de nombreux organes, dans des groupes variés du règne animal

(Amphibiens, Annélides, Echinodermes, etc.) est la suivante : *la régénération est d'autant plus rapide qu'une fraction plus grande de l'organe a été enlevée*. Les faits que je viens de décrire pour *Pl. gonocephala* paraissent en désaccord avec cette notion. Il en est de même de ceux qui ont été observés dans la régénération des polypes chez les Hydriaires, où la différenciation du polype est d'autant plus rapide que la section est plus voisine du polype primitif.

Je pense qu'il est possible d'expliquer cette contradiction en distinguant, conformément à mes observations, deux phases successives dans la régénération : 1° la *différenciation de l'organe* à restituer *le plus distal* ; 2° la *croissance de la zone intercalaire* et la différenciation à ses dépens des organes intermédiaires. Cette 2<sup>e</sup> phase de la croissance serait d'autant plus rapide que la région à restituer serait plus étendue. La durée de la 1<sup>re</sup> phase varierait au contraire en sens inverse ou, dans d'autres cas, serait indépendante du niveau de la section. La place me manque ici pour montrer comment cette conception est bien conforme à la description de beaucoup de phénomènes de régénération.

c) *La régulation des fragments aux différents niveaux.* —

Pour terminer cette étude de la régénération aux différents niveaux de l'axe antéro-postérieur, je relaterai ici quelques observations relatives aux phénomènes ultérieurs de la régénération et notamment à la différenciation du pharynx.

Le pharynx apparaît dans les fragments des différents niveaux dans des situations très différentes. Ce phénomène a déjà attiré l'attention de quelques auteurs. Dans les morceaux I, il se différencie dans le régénérat postérieur, sensiblement à la limite des parties anciennes et des tissus régénérés (fig. 18, *c1*). Bien que l'époque de sa différenciation soit assez variable et difficile à définir de façon précise, on peut dire qu'elle se produit peu après la différenciation des yeux dans le régénérat antérieur. Dans les morceaux III, le pharynx se différencie au contraire dans les parties anciennes, et son apparition est corrélative des phénomènes de *morphallaxis* qui se produisent dans ces parties. Elle est plus tardive que dans les morceaux I.

Dans un fragment III au moment de l'apparition du pharynx, on peut distinguer, d'avant en arrière, trois zones (fig. 20) : 1° une région très peu pigmentée, constituée par le régénérat décrit aux stades précédents, et comprenant la tête ; 2° une zone pigmentée, dans laquelle le pigment tégumentaire affecte une disposition très spéciale, en stries orientées longitudinalement, disposition qui distingue cette région de la 3°, où le pigment présente la disposition normale. Le pharynx apparaît comme une tache blanche allongée, à la séparation des deux dernières régions.

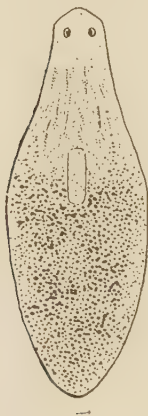


Fig. 20. — Fragment III (fig. 16, a) après 18 jours de régénération à 20°.

L'observation ininterrompue des fragments montre que la 2° région se constitue aux dépens des parties anciennes fortement pigmentées, et non par l'apparition de pigment dans une portion du régénérat antérieur. Cette 2° région correspond aux parties anciennes remaniées par *morphallaxis*. On voit donc que les phénomènes de *morphallaxis* ne se produisent pas simultanément dans toute l'étendue du fragment, mais de proche en proche, à partir du régénérat, qui semble ainsi digérer en quelque sorte les parties anciennes. Les faits de seconde régénération (Cf. Chap. V) apporteront une confirmation de cette notion. D'autre part, VANDEL (1921), qui a étudié les phénomènes

histologiques de la régénération par *morphallaxis* dans des fragments postérieurs du corps de *Polycelis cornuta*, assez semblables à mes morceaux III, a observé dans cette région une dédifférenciation des organes copulateurs, et il a remarqué que la dédifférenciation progressait dans les fragments d'avant en arrière.

Du point de vue de la morphogénèse, la zone de *morphallaxis* n'est que la continuation de la zone de régénération proprement dite. L'apparition de cette zone de *morphallaxis* correspond, dans les morceaux III, à l'extension de la zone intercalaire dont il a été question précédemment, extension qui se fait chez d'autres organismes par voie de croissance proprement dite. Si l'on adjoint au régénérat proprement dit

la zone de *morphallaxis*, on peut dire que le pharynx apparaît, dans les morceaux III comme dans les morceaux I, à la limite des parties anciennes et des parties régénérées. Seulement, dans les morceaux I, le pharynx est postérieur aux parties anciennes, tandis que, dans les morceaux III, il leur est antérieur.

Cette différence de situation du pharynx suivant la provenance des fragments correspond manifestement à une tendance des parties anciennes à conserver la différenciation qu'elles possédaient dans l'organisme primitif. C'est là un exemple net de l'influence directrice qu'exerce l'organisation préexistant dans le fragment sur la différenciation du nouvel individu.

Il est à remarquer que les phénomènes de *morphallaxis* ont une extension beaucoup plus grande dans les morceaux postérieurs que dans les morceaux antérieurs. On peut se demander pourquoi il ne se produit pas, dans les morceaux I, une incorporation des parties anciennes dans le régénérat postérieur, qui aurait pour résultat d'amener la différenciation du pharynx à se faire au milieu des parties anciennes, comme dans les morceaux III. La régulation complète du fragment en un individu normal en serait hâtée. Or, on peut remarquer que cette régulation complète est plus rapide dans les morceaux III que dans les morceaux I : dans ces derniers, la région post-pharyngienne reste longtemps trop courte, même si les animaux sont nourris.

Ce fait peut s'expliquer si l'on admet que les phénomènes de *morphallaxis*, dirigés par les régénérats, ne peuvent progresser que d'avant en arrière. CHILD a déjà montré que l'influence morphogénétique d'une partie différenciée sur une partie en voie de différenciation ne s'exerçait, à partir de la tête, que dans le sens antéro-postérieur. Il en résulte que les parties anciennes ne peuvent être remaniées que pour donner des niveaux plus antérieurs que ceux qu'elles représentaient.

Ainsi, l'observation continue des phénomènes de différenciation dans les fragments, facilitée chez *Pl. gonocephala* par la présence du pigment tégumentaire, montre que les phénomènes de *morphallaxis* consistent en une *incorporation progressive des parties anciennes dans la zone morphogénétique, d'abord limitée au régénérat proprement dit*. Cette incorporation se fait dans le sens antéro-postérieur.

## 2. La régénération de fragments de différentes tailles.

Les expériences relatées ici consistent à comparer des fragments, prélevés sur des individus aussi semblables que possible, limités antérieurement par une section transversale faite à un niveau déterminé et postérieurement par une section faite à un niveau variable (fig. 16, c, d, e).

### a) *Influence de la taille des fragments sur le temps de différenciation des yeux.*

De nombreux essais de ce genre, dont il serait superflu de donner ici le détail, et dans lesquels les deux sections limitant le fragment ont été faites systématiquement à tous les niveaux, m'ont montré que la taille du fragment n'avait pas d'influence appréciable sur le temps de différenciation des yeux. La différenciation du régénérat le long de la surface antérieure de section se produit donc comme si elle était indépendante du reste du fragment.

Cette indépendance se manifeste aussi lorsque la section limitant postérieurement le fragment n'est pas une section transversale. On peut donner au fragment les formes les plus variées et les plus bizarres, le soumettre à toutes sortes de traumatismes, la différenciation des yeux le long de la section transversale antérieure ne se trouve ni avancée ni retardée. On verra même (chapitre VI, Expérience 36) que lorsque la section transversale est combinée avec une section sagittale (fig. 24, a), la demi-section transversale régénère dans le même délai qu'une section transversale entière. *La différenciation des yeux dans le régénérat n'est donc influencée que par la tranche de tissus anciens qui avoisine immédiatement la section.*

### b) *Influence de la taille des fragments sur la taille des régénérats.*

Le nombre de cellules de régénération disponibles dans un fragment est proportionnel à sa taille. Il en est de même de la quantité de substances nutritives qui doivent être utilisées par le régénérat, lorsque la régénération a lieu, comme dans toutes

mes expériences, à l'inanition. Aussi pourrait-on s'attendre à ce que la croissance du régénérat fut proportionnelle à la taille du fragment. L'expérience montre qu'il n'en est rien : l'influence de la longueur du fragment sur la taille des régénérats est toujours faible, et, si l'on ne considère que le début de la régénération, jusqu'à la différenciation des yeux, elle est même inexistante.

*Expérience 20. Pl. gonocephala* du 20-III-29, conservées à jeun au laboratoire, opérées le 13-IV-29. Les fragments comparés (fig. 16, *c*, *d*, *e*), tous limités antérieurement par une section transversale passant au même niveau derrière la tête, sont de trois longueurs différentes. La régénération a lieu à 18°. Les mensurations sont faites sur 10 animaux de chaque lot. Le tableau X indique les moyennes de ces 10 mesures.

TABLEAU X (Expérience 20).

|                       |                   | Longueur                  |                  | Écartement<br>des yeux | Largeur<br>du régénérat<br>à sa base | Longueur<br>du régénérat<br>postérieur | Longueur totale<br>des fragments<br>en mm. |
|-----------------------|-------------------|---------------------------|------------------|------------------------|--------------------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------------|
|                       |                   | totale<br>du<br>régénérat | pré-<br>oculaire |                        |                                      |                                        |                                            |
| 22-IV-29<br>(9 jours) | Morceaux <i>c</i> | 39                        | 23               | 27                     | 81                                   | 53                                     | 7                                          |
|                       | " <i>d</i>        | 37                        | 23               | 25                     | 73                                   | 50                                     | 5                                          |
|                       | " <i>e</i>        | 38                        | 20               | 20                     | 68                                   | 51                                     | 2,5                                        |
| 29-IV<br>(16 jours)   | Morceaux <i>c</i> | 53                        | 32               | 38                     | 89                                   | 77                                     | 7                                          |
|                       | " <i>d</i>        | 49                        | 29               | 27                     | 84                                   | 86                                     | 5,5                                        |
|                       | " <i>e</i>        | 40                        | 25               | 20                     | 65                                   | 72                                     | 3                                          |

On voit que, le 9<sup>e</sup> jour de la régénération, *la longueur des régénérats antérieurs*, — de même que celle des régénérats postérieurs mesurée aussi, — *est la même dans les trois séries (c), (d) et (e)*.

La largeur des régénérats accuse une légère différence à l'avantage des longs morceaux (*e*). Ceci tient à ce que l'émigration des cellules de régénération des parties anciennes vers les régénérats crée une diminution de la largeur des fragments qui est plus sensible dans les petits. Cette diminution de largeur est d'ailleurs accompagnée d'un allongement général du fragment, qui apparaît si l'on compare les mensurations de la longueur totale faites le 22-IV et le 29-IV.

Le 16<sup>e</sup> jour de la régénération, on remarque des différences notables, portant à la fois sur la longueur et sur la largeur des régénérats. A ce moment, les régénérats des petits morceaux ont atteint leurs dimensions maxima, et l'effet de l'inanition à laquelle sont soumis les fragments commence à se

faire sentir sur les régénérats. En ce sens, on peut dire que l'épuisement des parties anciennes limite la croissance des régénérats dans les petits fragments, dont la régulation complète doit d'ailleurs produire des individus plus petits. Mais il n'y a aucune proportionnalité entre la masse des tissus régénérés et la masse des tissus anciens.

L'influence de la taille des fragments sur la croissance des régénérats ne se manifeste donc que secondairement. Si l'on n'envisage que le début de la régénération, c'est-à-dire la mise en place de la tête, on constate que, du point de vue de la croissance comme du point de vue de la différenciation, la section antérieure se comporte comme si elle était *indépendante des autres régions du fragment*.

Dans un fragment de forme complexe, comportant des sections autres que des sections transversales, il se produit, le long de ces sections, un appel supplémentaire de cellules de régénération. On pourrait penser qu'un fragment ne peut fournir qu'une masse totale limitée de tissus de régénération, et que cette masse se répartit entre les différentes sections : la masse de chaque régénérat serait alors proportionnelle à la masse du fragment et inversement proportionnelle à la surface totale des sections. Or, les choses ne se passent pas ainsi : chaque régénérat se comporte, au début, comme s'il était seul ; la présence des régénérats supplémentaires n'a pour effet que d'augmenter la masse totale qui est soustraite aux parties anciennes. Il en résulte un amaigrissement plus rapide de ces parties, qui, au bout d'un certain temps, vient limiter la croissance des régénérats.

Dans d'autres expériences, les deux sections transversales qui limitent les fragments ont été pratiquées à quelques jours d'intervalle au lieu d'être faites simultanément : mon but était de voir si la présence d'un premier régénérat en croissance pouvait retarder la différenciation des yeux ou la croissance dans un second régénérat. Les résultats ont été négatifs.

Tous ces faits permettent de rejeter, pour l'interprétation des phénomènes de régénération chez les Planaires, toute conception semblable à celle que J. LÖB a mise en avant dans ses travaux sur le *Bryophyllum*, et qu'il désigne sous le nom de *relation de masses*. Chez les Planaires, la croissance des régénérats s'effectue bien aux dépens des parties anciennes, mais

leur vitesse de croissance n'est pas déterminée par la masse des parties anciennes.

c) *Influence de la taille des fragments  
sur la « fréquence de la tête ».*

D'après CHILD, la « fréquence de la tête » dans des fragments de *Pl. dorotocephala* diminuerait, pour un même niveau, dans le même sens que la longueur des fragments. CHILD donne de ce fait l'interprétation suivante : les petits fragments subiraient, du fait de la section, une augmentation de métabolisme (« stimulation »), qui inhiberait le métabolisme des régénérats.

Dans mes propres expériences, je n'ai pas constaté, chez *Pl. gonocephala*, d'influence nette de la taille des fragments sur la fréquence des formes anormales.

d) *Influence de la taille des fragments  
sur la production des formes bipolaires.*

Il résulte de ce qui précède que les modalités de la croissance et de la différenciation des régénérats ne dépendent que des tissus anciens avoisinant immédiatement la section. L'étude de la régénération dans les fragments très courts et de la production des *formes bipolaires* (formes à deux têtes dirigées en sens opposés) dans ces fragments permettent de préciser le rôle de la base du régénérat et, en particulier, l'importance de la longueur de cette base.

*Historique.* — La régénération d'une forme bipolaire a été observée pour la première fois par T. H. MORGAN (1898) chez *Pl. maculata*. Un peu plus tard, MORGAN obtenait la régénération d'une tête à polarité inversée, à partir de sections pratiquées à peu de distance derrière les yeux (fig. 21, a), et il émettait l'hypothèse que la production des formes bipolaires était due à la proximité des tissus de la tête. Dans une étude plus précise du phénomène, MORGAN (1903) constatait que, si l'on isole, par des sections transversales très rapprochées, des fragments très courts, un certain nombre de ces fragments régénèrent une tête à chaque extrémité. Cette anomalie peut se produire à tous les niveaux du corps ; elle n'est pas plus fré-

quente dans les régions voisines de la tête, mais au contraire dans les régions postérieures du corps, notamment dans la région du pore génital.

Un élève de CHILD, RUSTIA (1923), qui a étudié systématiquement la régénération dans des fragments courts prélevés aux différents niveaux du corps, chez *Pl. dorotocephala* et *Pl. lata*, conclut que la fréquence des formes bipolaires augmente de l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure du 1<sup>er</sup> zoïde. CHILD a proposé une interprétation du phénomène basée, comme celle des variations de la fréquence de la tête, sur la considération de différences de métabolisme supposées entre les diverses parties du fragment en régénération. Dans les morceaux d'une longueur suffisante, les parties anciennes exerceraient, dans le sens antéro-postérieur, une action inhibitrice sur le métabolisme du régénérat postérieur, action qui se traduirait morphologiquement par la différenciation d'une queue dans ce régénérat. Dans les morceaux très courts, l'action des tissus anciens, dont la masse est très réduite, ne se manifesterait pas. D'autre part, les deux sections, étant très voisines dans l'individu primitif, auraient des métabolismes très peu différents, et le régénérat antérieur ne pourrait exercer d'influence dominante sur le régénérat postérieur. Ce dernier, libre de toute influence inhibitrice, différencierait alors une tête.

Un des points faibles de cette interprétation est le suivant : l'influence des parties anciennes du fragment est-elle négligeable ? D'après les conceptions de CHILD, l'augmentation du métabolisme des parties anciennes à la suite de la section (stimulation) devrait avoir sa valeur maxima dans les fragments très petits, et l'inhibition des régénérats devrait se traduire par leur différenciation en queues : on devrait obtenir le plus souvent des formes à deux queues opposées. Or, de telles formes ont été quelquefois décrites, mais elles semblent exceptionnelles.

*Observations personnelles.* J'ai observé, chez *Pl. gonocephala*, la production de formes bipolaires (fig. 21, d) dans des fragments limités par deux sections transversales très rapprochées. J'ai pu vérifier que ces formes n'apparaissent que dans des fragments courts, et beaucoup plus fréquemment dans ceux qui proviennent des parties postérieures du corps.

Le phénomène du renversement de la polarité m'a paru justiciable d'une interprétation différente dans les deux cas où il a été observé :

1° La régénération d'une tête à polarité inversée le long d'une section passant immédiatement derrière les yeux (fig. 21, *a*) est due à ce que les tissus de cette région n'ont qu'une *potentialité limitée* et induisent toujours la différenciation d'une tête dans les régénérats auxquels ils servent de base. Cette propriété est localisée dans une région bien déterminée. La région située derrière la tête, au delà de cette région spéciale, est celle où la production des vraies formes bipolaires (2° cas) est la moins fréquente.

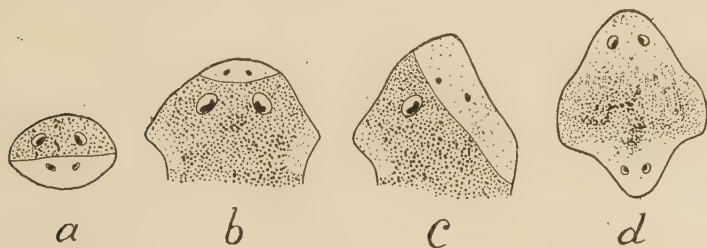


Fig. 21. — Hétéromorphoses.

Chez *Pl. gonocephala*, je n'ai pu obtenir la régénération d'yeux supplémentaires (fig. 21, *a*) à partir de sections faites dans la tête et passant derrière les yeux. Par contre, j'ai observé la régénération de deux yeux normaux par des sections transversales passant devant les yeux (fig. 21, *b*) ou par des sections obliques, enlevant un œil (fig. 21, *c*). Dans ces cas, la régénération ne restitue pas la morphologie normale de la tête. Le cas de la fig. 21, *b* est particulièrement remarquable, car il est tout à fait exceptionnel de voir la régénération reproduire un organe déjà représenté dans les parties anciennes.

La tête des Planaires constitue donc, du point de vue des potentialités régénératrices, une région spéciale, comparable à ce que GUYÉNOT (1927) a appelé un *territoire morphogénétique*. Cette propriété est peut-être liée à la présence du système nerveux central. L'apparition d'yeux surnuméraires, constatée au cours du développement normal (chapitre II), doit être

considérée comme une manifestation des potentialités limitées de cette région.

2° La production de formes bipolaires dans les fragments courts provenant des régions du corps autres que la tête exige une interprétation différente. Elle permet d'aborder de façon directe le problème de la signification de la *polarité* dans la régénération.

Il faut remarquer tout d'abord que, dans les fragments très courts qui donnent naissance à des formes bipolaires, la régénération de la tête antérieure ne diffère en rien de ce qu'elle est dans des fragments plus longs limités antérieurement au même niveau : le temps de différenciation des yeux et les proportions du régénérat sont les mêmes. La tranche de tissus anciens, quoique courte, exerce donc encore son influence sur le régénérat antérieur.

La tête postérieure, à polarité inversée, se différencie au contraire plus tardivement : dans des lots donnant naissance à des formes bipolaires, beaucoup de fragments, d'abord considérés comme régénérant normalement, apparaissent ultérieurement comme bipolaires. D'ailleurs, dans tout fragment bipolaire, l'une des têtes est toujours un peu plus développée que l'autre et tend à l'entraîner dans sa direction : c'est la tête la première différenciée, celle qui correspond à la section antérieure (Voir la fig. 21, *d*, qui représente une forme bipolaire, fixée en extension, après 13 jours de régénération à 18°). La bipolarité ne semble donc pas due, comme l'a supposé CHILD à ce que, par suite d'une égalité dans l'activité des deux sections, la tête antérieure ne peut dominer le régénérat postérieur.

Dans le but de préciser les causes qui déterminent la différenciation d'une tête ou d'une queue dans les régénérats postérieurs, j'ai réalisé des expériences dans lesquelles les deux sections limitant des fragments courts étaient faites *successivement*. Des Planaires en grand nombre sont d'abord sectionnées en arrière du pharynx (fig. 22, *S*). Trois jours après, les deux fragments provenant de chaque animal sont recoupés par une section voisine de la première, délimitant des morceaux très courts, dont l'une des extrémités possède déjà un début de régénérat (fig. 22, *a*, *b*). En même temps, des fragments de

longueur comparable sont prélevés dans les régions voisines du corps (fig. 22, *c* et *d*). J'observe ensuite la production des formes bipolaires au cours de la régénération des quatre lots de fragments *a*, *b*, *c*, *d*.

Dans tous ces fragments, la mortalité est toujours élevée (environ la moitié des fragments). Les fragments (*c*) et (*d*) régénèrent un certain nombre de formes bipolaires (environ un quart des fragments survivants, pour l'ensemble des expériences de ce type, soit pour une centaine d'individus opérés). Dans les morceaux (*b*), la tête se différencie dans le régénérat antérieur au bout du même temps que si la 2<sup>e</sup> section n'avait

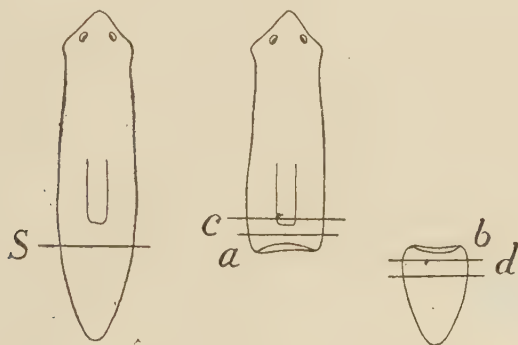


Fig. 22.

pas été faite. D'autre part, malgré l'avance donnée aux régénérats antérieurs sur les régénérats postérieurs, ces fragments produisent des formes bipolaires, dans la même proportion que les fragments (*c*) et (*d*) où les deux sections sont simultanées. *La présence d'une tête nouvellement régénérée ne suffit donc pas pour imposer au fragment une polarité.*

Enfin, les morceaux (*a*), seuls, ne régénèrent jamais de formes bipolaires, mais uniquement des individus normaux. Il s'agit là d'un résultat négatif, mais je pense qu'on doit lui accorder une certaine valeur, étant donné le nombre total des cas observés (une quarantaine de fragments (*a*) survivants).

Les fragments (*a*) ne diffèrent des fragments (*c*) que parce qu'ils sont restés, pendant les trois jours qui ont suivi la 1<sup>re</sup> opération (S), en relation avec les régions antérieures du corps de la Planaire. On doit admettre que ces parties ont exercé, pendant

ce laps de temps, une *influence déterminante* sur les régénérats encore indifférenciés, qui a conduit à se différencier en queues ceux qui normalement auraient fourni des têtes à polarité inversée. L'isolement ultérieur du fragment ne modifie plus cette détermination.

Je suis donc amené à conclure :

1° *La nature de l'organe (tête ou queue) qui sera différencié par le régénérat postérieur se trouve déterminée irréversiblement dans les trois jours qui suivent la section.* Il existe peut-être une détermination analogue pour les régénérats antérieurs, mais l'expérience ne permet pas de la mettre en évidence.

2° Il existe une certaine *limite de longueur du fragment*, — limite qui paraît plus élevée dans les régions postérieures du corps, — telle qu'une portion de l'axe antéro-postérieur plus longue que cette limite détermine dans le régénérat postérieur la différenciation d'une queue. *Une portion plus courte que cette limite ne peut induire que la différenciation d'une tête.*

3° Quant à la différenciation en tête du régénérat antérieur, elle n'est pas entièrement indépendante des parties anciennes, puisque le temps de différenciation des yeux et les proportions des parties régénérées varient avec la nature (niveau) de ces parties. On doit admettre que la différenciation du régénérat antérieur ne dépend que d'une tranche très mince de tissus anciens, inférieure en longueur à la limite précédente. Le reste des parties anciennes n'exercerait aucune influence d'arrière en avant, mais seulement *d'avant en arrière*, sur le régénérat postérieur.

---

## CHAPITRE V

### L'INFLUENCE DE DIVERS FACTEURS SUR LA RÉGÉNÉRATION

#### 1. La régénération aux différents stades de la croissance.

Chez *Pl. gonocephala*, la faculté de régénérer subsiste à tous les stades du développement, mais elle subit des variations d'ordre quantitatif, dont l'étude peut jeter quelque lumière sur les cas de disparition totale du pouvoir régénérateur, en même temps qu'elle révèle une fois de plus les modifications qui se produisent avec l'âge dans l'organisme en voie de croissance.

a) *Influence de la taille des animaux opérés sur le temps de différenciation des yeux et sur la fréquence des formes anormales.*

*Expérience 21.* A partir de Planaires récoltées ensemble à Voisenon le 26 II-27, je constitue quatre lots (*a, b, c, d*), de six individus chacun, différant par la taille des animaux. Section en trois fragments (fig. 16, *a*), le 28 II-27, et régénération à 20°. Le *tableau XI* indique la longueur des individus de chaque lot, mesurée sur le vivant à l'état d'extension, leur poids moyen et les temps de différenciation des yeux dans les différents fragments.

TABLEAU XI (Expérience 21).

|                                 | Lot <i>a</i> | Lot <i>b</i> | Lot <i>c</i> | Lot <i>d</i> |
|---------------------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Longueur totale en mm. . . . .  | 6 à 7        | 11           | 16           | 18           |
| Poids moyen en mgr. . . . .     | 1,6          | 6            | 16           | 22           |
| Temps de régénération en jours. |              |              |              |              |
| { Morceaux I . . . . .          | 3 1/2        | 4            | 5 1/2        | 6            |
| { Morceaux II . . . . .         | 6 1/2        | 6 1/2        | 9            | 9            |
| { Morceaux III . . . . .        | 7            | 7            | 11           | 13           |

On constate quelques anomalies parmi les morceaux II et III des lots (c) et (d) :

Le 9-III-27, dans le lot (c), les morceaux II, au nombre de 5, comprennent deux formes anormales (l'une n'a différencié qu'une seule tache oculaire, l'autre n'a rien différencié) ; les 6 morceaux III comprennent 3 formes anormales (une à une seule tache, deux sans différenciation).

Dans le lot (d), 5 morceaux II comprennent deux formes anormales (une à une seule tache, une sans différenciation), les 5 morceaux III, deux fragments sans différenciation.

*Expérience 22.* Animaux de la même récolte que la précédente. 3 lots de 6 individus chacun, nourris le 10-III-27, opérés le 11-III-27, comme précédemment, et mis à régénérer à 20°.

TABLEAU XII (Expérience 22).

|                                      |                        | Lot a | Lot b | Lot c |
|--------------------------------------|------------------------|-------|-------|-------|
| Longueur totale en mm . . . . .      |                        | 9     | 12    | 17    |
| Poids moyen en mgr. . . . .          |                        | 7     | 14    | 25    |
| Temps<br>de régénération<br>en jours | Morceaux I . . . . .   | 3 1/2 | 4 1/2 | 5     |
|                                      | Morceaux II . . . . .  | 6     | 6 1/2 | 8     |
|                                      | Morceaux III . . . . . | 7 1/2 | 9     | 9     |

Formes anormales, le 21-III-27 : sur 6 morceaux (b, III), un sans différenciation ; sur 5 morceaux (c, II), un à une seule tache oculaire ; sur 5 morceaux (c III), deux sans différenciation.

De l'ensemble des expériences de ce type se dégagent les conclusions suivantes : 1° *l'influence du niveau de la section sur le temps de différenciation des yeux se manifeste chez les individus de toutes tailles* ; 2° *à un même niveau morphologique, le temps de différenciation est d'autant plus court que l'animal opéré est plus petit* ; 3° *le nombre des formes anormales produites par régénération à un niveau déterminé augmente avec la taille de l'animal opéré.*

Ce dernier point apparaît nettement dans l'expérience suivante, qui porte sur des animaux de taille particulièrement élevée.

*Expérience 23.* 6 *Pl. gonocephala*, récoltées au Bouchet le 4-XII-26, et mesurant près de 30 millimètres à l'état d'extension sur le vivant, sectionnées

le 6-XII-26 en 8 fragments égaux et mises à régénérer à 20°. Dans cette expérience, seuls les morceaux antérieurs (morceaux I) ont tous régénéré normalement. Le *tableau XIII* montre la répartition des formes anormales dans les différents lots de fragments, le 3-I-27, après un mois de régénération. Malgré le petit nombre des fragments, on peut voir que la fréquence des formes anormales augmente des régions antérieures aux régions postérieures.

TABLEAU XIII (Expérience 23).

|              | Nombre<br>de<br>fragments<br>vivants | Régénéra-<br>tions<br>normales | Différenciations<br>anormales                                         | Aucune<br>différencia-<br>tion |
|--------------|--------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|--------------------------------|
| Morceaux I . | 6                                    | 6                              | 0                                                                     | 0                              |
| » II .       | 6                                    | 2                              | 3 { 1 : une tache médiane<br>2 : deux taches sur la<br>ligne médiane. | 1                              |
| » III .      | 5                                    | 2                              | 2 : une tache médiane.                                                | 1                              |
| » IV .       | 6                                    | 2                              | 2 : une tache médiane.                                                | 2                              |
| » V .        | 6                                    | 3                              | 1 : une tache médiane.                                                | 2                              |
| » VI .       | 3                                    | 0                              | 1 : une tache médiane.                                                | 2                              |
| » VII .      | 5                                    | 0                              | 2 : deux taches inégales.                                             | 3                              |
| » VIII       | 3                                    | 0                              | 0                                                                     | 3                              |

La fréquence des anomalies particulièrement élevée constatée dans cette expérience n'est pas due à la petite taille des fragments, car des animaux de même provenance et de même taille ont été, dans d'autres expériences, sectionnés seulement en 2 ou en 4 fragments égaux, et ces fragments ont donné également un grand nombre d'anomalies.

Le ralentissement de la différenciation et la proportion élevée de régénérations anormales se traduisent, dans les régions postérieures du corps des individus de grande taille, par un affaiblissement très net de ce qu'on peut appeler le *pouvoir régénérateur*. Il est à remarquer que, dans le groupe des Planaires, les formes à pouvoir régénérateur limité, comme *Dendrocoelum lacteum*, sont de très grande taille, et que le pouvoir de régénérer la tête, disparu dans les régions postérieures du corps, subsiste encore dans les régions antérieures. D'après des expériences personnelles, malheureusement encore incomplètes, sur *Dendrocoelum lacteum*, la faculté de régénérer une tête s'étend d'autant plus loin postérieurement que l'animal est plus jeune.

*b) Influence de la taille des animaux opérés  
sur la croissance et les proportions des régénérats.*

J'ai pratiqué comparativement, sur des animaux de différentes tailles, des mensurations de régénérats, semblables à celles qui ont été faites précédemment (Expériences 18 et 19) sur des fragments prélevés aux différents niveaux du même animal.

**Expérience 24.** Animaux récoltés à Voisenon le 22-XI-28, répartis en deux lots de tailles différentes (Longueurs totales, en extension dans l'acide nitrique : 4 mm. et 14 mm.), décapités le 23-XI-28 et mis à régénérer à 20°. Les longueurs préoculaires des têtes coupées mesurent respectivement 33 et 64 divisions du micromètre.

Le 28-XI-28, les mensurations sur les petits individus donnent :

|                                        |    |
|----------------------------------------|----|
| Longueur totale du régénérat . . . . . | 17 |
| Longueur préoculaire . . . . .         | 13 |
| Les yeux sont nettement marqués.       |    |

Pour les gros individus :

|                                        |      |
|----------------------------------------|------|
| Longueur totale du régénérat . . . . . | 27,5 |
| Longueur préoculaire . . . . .         | 14,5 |
| Les yeux sont à peine indiqués.        |      |

**Expérience 25.** Animaux de même provenance, 2 lots (longueurs : 4 mm. et 12,5 mm.), décapités le 1-XII-28 et placés à la glacière (température : 5 à 8°).

Le 17-XII-28, les mensurations sur les petits individus donnent :

|                                        |    |
|----------------------------------------|----|
| Longueur totale du régénérat . . . . . | 16 |
| Longueur préoculaire . . . . .         | 12 |
| Ecartement des yeux . . . . .          | 15 |
| Les yeux sont nettement indiqués.      |    |

Les mêmes mensurations, faites sur quelques individus du second lot qui possèdent déjà des yeux à peine indiqués, donnent respectivement : 29, 16, 22.

Le 21-XII-28, tous les gros individus ont des yeux nettement indiqués et donnent :

|                                        |      |
|----------------------------------------|------|
| Longueur totale du régénérat . . . . . | 40   |
| Longueur préoculaire . . . . .         | 20   |
| Ecartement des yeux . . . . .          | 27,5 |

**Expérience 26.** Animaux récoltés à Voisenon le 20-III-29. Deux lots (longueurs totales, en extension dans l'acide nitrique : 5 mm. et 11 mm.) opérés le 7-V-29, après avoir été nourris pendant une semaine. Fragments limités par deux sections transversales, passant l'une derrière la tête, l'autre derrière le pharynx. La régénération a lieu à 13°.

Le 15-V-29, les mensurations donnent pour le 1<sup>er</sup> lot (longueur totale des fragments : 3 mm.).

|                                          |      |
|------------------------------------------|------|
| Longueur totale du régénérat . . . . .   | 48   |
| Longueur préoculaire . . . . .           | 45,5 |
| Ecartement des yeux . . . . .            | 49   |
| Largeur du régénérat à sa base . . . . . | 49   |

Pour le 2<sup>e</sup> lot (longueur totale des fragments : 6 mm.), les dimensions correspondantes sont, respectivement : 28 ; 20 ; 27 et 67,5.

*Conclusions* : 1<sup>o</sup> La taille des régénérats, mesurée après une même durée de régénération, croît avec la taille de l'animal, mais ne lui est pas proportionnelle : *la quantité de tissus régénérée au bout d'un temps déterminé est, relativement à la taille de l'animal, d'autant plus grande que l'animal est plus petit.*

2<sup>o</sup> Chez les animaux de petite taille, la région préoculaire régénérée occupe une portion plus étendue du régénérat : les yeux apparaissent très près de la surface de section. Ces différences de proportions sont à rapprocher du fait, que, chez les animaux normaux, la tête est relativement d'autant plus longue que l'animal est plus petit (Chap. II, 1).

3<sup>o</sup> Si l'on compare, chez des individus de différentes tailles, la longueur de la région préoculaire régénérée, mesurée toujours à un même stade morphologique de la différenciation des yeux, on voit que cette longueur *augmente avec la taille de l'animal, mais moins rapidement qu'elle*. La longueur préoculaire des régénérats varie donc, en fonction de la taille de l'individu, de la même façon que la longueur préoculaire des animaux normaux.

On a vu (Chap. IV) que, chez un animal d'une taille déterminée, la longueur préoculaire des régénérats, mesurée au moment de la première apparition des yeux, était sensiblement la même à tous les niveaux du corps : cette longueur représente la quantité minima de tissus aux dépens de laquelle puisse se différencier une tête. Cette longueur minima de la tête dépend donc de l'âge de l'animal qui a fourni les tissus régénérés, *les tissus d'un animal plus jeune étant capables de différencier une tête dans un espace plus restreint*. Peut-être cette taille minima de la tête est-elle sous la dépendance de la taille cellulaire, qui, comme on l'a vu précédemment, augmente aussi avec la taille de l'animal et moins rapidement qu'elle (Chap. II, 1).

Il importe de remarquer que la diminution de l'activité régénératrice qui accompagne chez les Planaires l'augmentation de taille est un phénomène *progressif*, au même titre que la diminution de la vitesse relative de croissance mise en évidence au chapitre I. Elle se produit d'ailleurs dès le début du développement, ainsi que j'ai pu le constater en étudiant la régénération de Planaires fraîchement écloses du cocon (Longueur : 2,5 mm.), comparativement aux animaux les plus petits des expériences relatées ci-dessus.

Dans la plupart des cas où on a signalé une perte du pouvoir régénérateur survenant avec l'âge, ce phénomène est corrélatif d'un changement morphologique profond, par exemple, d'une métamorphose. Dans quelques cas, cependant, comme celui des Poissons, dont la croissance se poursuit longtemps *sans modification morphologique notable*, on peut constater des faits comparables à ceux que j'ai mis en évidence. D'après les observations de G. G. SCOTT (1909) sur la régénération de la nageoire caudale de *Fundulus*, la longueur absolue régénérée serait à peu près indépendante de la taille de l'animal, mais la longueur du régénérat rapportée à la longueur totale de l'animal varierait en raison inverse de cette dernière.

On verra plus loin que, chez *Pl. gonocephala*, la vitesse de régénération est déterminée, non pas par l'âge de l'animal, mais par sa *taille* actuelle. J'ajouterai ici qu'en particulier, chez des animaux provenant de mes élevages et se trouvant en période de *sénilité*, la régénération se produit dans le même délai que chez des animaux normaux de même taille. L'état de maturité génitale n'a pas non plus d'influence spéciale sur l'activité de la régénération.

## 2. L'influence des conditions de nutrition sur la régénération.

Il a été reconnu, dans la plupart des cas, que la régénération pouvait se produire aussi bien chez des animaux à jeun que chez des animaux bien nourris, et qu'elle pouvait même avoir lieu dans un organisme à l'état d'inanition complète au moment de l'opération. Cependant, d'après diverses données, obtenues notamment chez les Annélides (par MORGAN, 1906, chez les

Lombries ; par S. MORGULIS, 1909, chez *Pôdarke*), la croissance du régénérat serait plus rapide chez les animaux bien nourris. Pour les Planaires, il semble généralement admis (MORGAN, 1901 ; KORSCHULT, 1927) que les individus inanitiés régénèrent plus lentement que les autres. D'autre part, d'après BARDEEN (1901), la régénération serait plus rapide chez des animaux soumis à un jeûne de quelques jours avant l'opération que chez des animaux nourris immédiatement avant.

Dans toutes les expériences relatées ici, il ne sera question que de l'influence des conditions de nutrition auxquelles les animaux ont été soumis *pendant la période qui a précédé l'opération*, la régénération ayant toujours lieu à l'inanition. Les expériences sont de plusieurs types :

a) Des Planaires ayant été maintenues à l'inanition pendant quelque temps, je compare la régénération chez des animaux renourris quelques jours avant l'opération et chez des animaux opérés à jeun.

*Expérience 27.* 12 *Pl. gonocephala* récoltées à Voisenon, le 26-II-27, conservées à l'inanition depuis. 6 sont renourries le 4-V-27. Toutes sont opérées (fig. 16, a) le 3-V-27 et mises à régénérer à 20°.

Les temps de différenciation des yeux sont, chez les animaux opérés à jeun, de 4 jours, 5 jours et 6 jours 1/2, pour les morceaux des différents niveaux (I, II et III) ; et, chez les animaux renourris, de 3 jours 1/2, 4 jours 1/2 et 6 jours, pour les morceaux correspondants. Toutes les régénérations sont normales, les animaux étant de taille peu élevée.

*Expérience 28.* 10 *Pl. gonocephala* récoltées au Bouchet, le 4 XII-26. Longueur en extension sur le vivant : 12 mm. Opération, le 14-XII-26 (fig. 16, a). Les temps de différenciation des yeux sont, chez les animaux opérés à jeun, 4 jours 1/2, 8 jours, 9 jours ; chez les animaux nourris la veille de l'opération : 4 jours 1/2, 6 jours, 8 jours. Chez les animaux à jeun, on trouve, parmi les morceaux III, 2 formes anormales.

*Expérience 29.* Planaires récoltées à Voisenon le 20-III-29, conservées à l'inanition, opérées le 7-V-29 et mises à régénérer à 15°. Les témoins, nourris pendant la semaine qui précède l'opération, sont les gros animaux de l'expérience 26, déjà relatée à propos de l'influence de la taille des individus sur la croissance des régénérats. Les mensurations des régénérats, faites le 15-V-29, donnent, pour les animaux à jeun :

|                                          |      |
|------------------------------------------|------|
| Longueur totale du régénérat . . . . .   | 26,5 |
| Longueur préoculaire . . . . .           | 16   |
| Ecartement des yeux . . . . .            | 22   |
| Largeur du régénérat à sa base . . . . . | 64,5 |

Et, pour les animaux nourris : 28, 20, 27 et 67,5.

Abeloos.

*Conclusions.*

1° On constate une très *légère avance de la différenciation des yeux chez les animaux renourris.*

2° La fréquence des formes anormales semble être plus élevée chez les individus à jeun.

3° On constate bien (expérience 29) une *croissance plus rapide des régénérats chez les animaux nourris* avant l'opération, mais la différence est à la vérité très faible. La quantité de substances nutritives contenues dans le fragment en régénération n'est donc pas le facteur essentiel qui règle la croissance des régénérats.

b) Dans un 2<sup>e</sup> type d'expériences, j'opère sur des animaux en croissance. Un 1<sup>er</sup> lot est laissé à jeun quelques jours avant l'opération ; un 2<sup>e</sup> lot est nourri la veille de l'opération. Dans ces conditions, on ne constate pas de différence sensible entre les deux lots : l'inanition n'influence donc la régénération que si elle est, comme dans le cas précédent, suffisamment prolongée. Cependant, chez les animaux qui sont gorgés de nourriture au moment de l'opération, on observe parfois un retard de la cicatrisation, ou même une mortalité portant sur un certain nombre de fragments : c'est sans doute le phénomène observé par BARDEEN.

c) Dans une 3<sup>e</sup> série d'expériences, j'ai comparé des *animaux en voie de croissance* à des *animaux de même taille, en voie de réduction après un jeûne prolongé.* Dans ces expériences, je n'ai pas constaté de différence sensible dans le temps de différenciation des yeux, entre les deux catégories d'individus. En voici un exemple :

*Expérience 30.* Un 1<sup>er</sup> lot est constitué par des Planaires récoltées le 7-I-27 à Voisenon, et conservées depuis à l'inanition. Un 2<sup>e</sup> lot comprend des animaux récoltés le 26-II-27 et nourris avant l'opération. Les deux lots, de taille sensiblement égale, sont décapités le 7-III-27, et régénèrent à 20°. Le 12-III-27, tous les individus des deux lots ont régénéré deux yeux nettement marqués.

Ainsi, le temps de différenciation des yeux est le même chez des animaux qui ont déjà subi une notable réduction de taille, et chez ceux qui sont au contraire en voie de croissance : la

vitesse de régénération se présente donc comme une *fonction de la taille actuelle de l'individu* sur lequel les fragments sont prélevés.

Comme le temps de différenciation des yeux augmente avec la taille pendant la croissance (chap. V, 1), il en résulte que ce temps doit décroître au cours de la réduction de taille causée par l'inanition. On peut vérifier ce fait directement, en sectionnant à plusieurs reprises, à un même niveau, par exemple au ras de la tête, un même individu, maintenu à l'inanition pendant quelques mois : l'expérience montre une diminution, assez progressive, du temps de différenciation des yeux.

En conclusion, l'inanition à laquelle on soumet l'organisme avant l'opération n'exerce une influence vraiment sensible sur la régénération que si elle a été poussée assez loin pour produire une réduction notable de la taille. L'accélération de la régénération constatée dans ce dernier cas est due à la diminution de la taille, et non à une influence directe de l'état de nutrition.

### 3. Régénérations successives.

On sait que les Planaires, comme beaucoup d'organismes, peuvent subir des mutilations répétées suivies de régénérations. J'ai envisagé ici la production d'une seconde régénération chez un individu déjà opéré précédemment comme un moyen d'étudier les phénomènes qui caractérisent la première régénération.

Les résultats obtenus précédemment conduisent à cette notion qu'à chaque niveau de l'axe antéro-postérieur d'un individu normal, les tissus possèdent des propriétés intrinsèques caractéristiques, se manifestant par des différences quantitatives dans les phénomènes de régénération, et notamment dans le temps nécessaire à la différenciation d'une nouvelle tête : l'individu peut être considéré, du point de vue de ses potentialités régénératrices, comme la superposition d'une *série de niveaux, différenciés* en quelque sorte physiologiquement.

La transformation d'un fragment d'individu en un individu complet, c'est-à-dire la récupération des niveaux morphologiques manquants, est-elle accompagnée de la récupération de

la série complète des niveaux physiologiques ? Telle est la question que j'ai cherché à résoudre expérimentalement, en sectionnant des fragments de Planaires en voie de régénération, — en leurs différentes régions et à des époques variables après la première opération, — et en observant les caractéristiques de cette seconde régénération.

*A priori*, on pourrait concevoir que tous les tissus régénérés par un fragment provenant d'une région déterminée du corps de la Planaire conservent les propriétés, — notamment le temps de différenciation des yeux, — caractéristiques des tissus de cette région. On va voir qu'il n'en est pas ainsi.

a) Un premier type d'expériences est le suivant. Des fragments prélevés à différents niveaux du corps sont mis à régénérer (expérience du type de l'expérience 17). Dès que les yeux sont différenciés dans tous les lots de fragments, les têtes régénérées sont recoupées à ras, soit dans le régénérat lui-même, soit dans les parties anciennes très voisines de la 1<sup>re</sup> section : la longueur des régénérats ne dépassant pas, à ce stade, 1 millimètre, il est difficile de réaliser à volonté l'une ou l'autre opération.

Le résultat général de ces expériences est le suivant : lors de la 2<sup>e</sup> régénération, *le temps de différenciation des yeux est le même pour tous les fragments et égal au temps de différenciation le plus court (niveau le plus antérieur) observé dans la première régénération*. Voici quelques exemples :

*Expérience 31.* Les fragments I, II et III provenant de l'expérience 28, relatée plus haut, qui avaient été coupés le 14-XII-26 et avaient différencié des yeux en des temps notablement différents (4 jours 1/2, 6 jours et 8 jours pour les individus nourris) sont décapités le 23-XII-26 et mis à régénérer à la même température : les yeux sont, cette fois, nettement indiqués, dans tous les fragments, 5 jours après l'opération.

Ces fragments ont été de nouveau décapités, le 5-I-27, puis le 18-I-27, et ont chaque fois régénéré des yeux, tous en 4 jours 1/2 et 4 jours.

*Expérience 32.* Les fragments b II, c II, d II de l'expérience 21 (animaux de différentes tailles), coupés le 28-II-27, qui avaient différencié des yeux respectivement en 6 jours 1/2, 9 jours et 9 jours (Tableau XI), sont décapités à nouveau le 10-III-27, et régénèrent cette fois, à la même température, en 4 jours, 5 jours et 5 jours 1/2, soit en des temps sensiblement égaux à ceux de la 1<sup>re</sup> régénération dans les fragments I provenant des animaux de même taille (Tableau XI).

*Discussion des résultats.* 1° On ne constate pas de différence dans le temps de différenciation des yeux de 2<sup>e</sup> régénération entre les *tissus du régénérat* et les *tissus anciens immédiatement voisins* ; ceci au moins pour les morceaux I, dans lesquels ces deux régions représentent des niveaux morphologiques très voisins. Ce résultat doit être en rapport avec le fait que, chez les Planaires, les cellules de régénération sont également abondantes dans les deux régions.

2° Dans les morceaux I, la 2<sup>e</sup> régénération ne se produit pas plus rapidement que la première. Le fragment étant destiné à reproduire un individu de taille réduite, on aurait pu penser que la tête mise en place lors de la 1<sup>re</sup> régénération présenterait d'emblée les propriétés caractéristiques de cette nouvelle taille et, notamment, un temps de régénération raccourci. On voit qu'il n'en est rien. Ce résultat est en accord avec cette notion que les caractéristiques de la régénération dépendent seulement, — lors de la 2<sup>e</sup> régénération comme lors de la 1<sup>re</sup>, — de la nature des *tissus de la base*, tissus qui n'ont pas encore subi, dans les fragments I, de modification appréciable.

Plus tard seulement, lorsque l'inanition a provoqué une réduction notable des parties anciennes du fragment, cette réduction de taille se traduit par une diminution du temps de régénération de la tête (4<sup>e</sup> régénération, expérience 31).

3° Dans les morceaux II et III, la 2<sup>e</sup> régénération est plus rapide que la première. D'après les remarques précédentes, relatives aux fragments I, ce résultat ne peut être imputé à la jeunesse des tissus intéressés par la 2<sup>e</sup> section, ni à la taille de l'organe sectionné. Une seule interprétation est possible : *les têtes différenciées par les fragments I, II et III sont équivalentes du point de vue d'une seconde régénération*, c'est-à-dire que les tissus (tissus régénérés ou tissus anciens immédiatement voisins) qui servent de base au 2<sup>e</sup> régénérat ont acquis, lors de la 1<sup>re</sup> régénération, les *potentialités des niveaux antérieurs du corps*.

J'ai cherché à préciser à quel stade de la 1<sup>re</sup> régénération apparaissaient ces potentialités nouvelles, au voisinage d'une section passant dans les parties postérieures du corps. Autrement dit, j'ai cherché à quel moment les régénérats de mor-

ceaux II et III avaient acquis la propriété de régénérer aussi rapidement que les morceaux I. Dans une série d'expériences, j'ai recoupé, ou plutôt lésé avec la pointe d'un fin scalpel les régénérats à peine constitués, 2 ou 3 jours après une première section, par conséquent avant toute différenciation.

*Expérience 33.* 10 Planaires identiques à celles de l'expérience 17, qui sert d'expérience témoin, opérées (fig. 16, a) le 30-XI-28 et mises à régénérer à 20°. Le 4-XII-28, après 4 jours de régénération, les régénérats des trois séries de fragments (I, II et III) sont désorganisés à l'aide d'un fin scalpel. A ce moment, seuls quelques régénérats des morceaux I présentent quelques indications d'yeux.

Le 10-XII, 6 jours après la 2<sup>e</sup> opération, la plupart des fragments des 3 niveaux présentent deux yeux nettement marqués. Ainsi, la 2<sup>e</sup> régénération s'est effectuée sensiblement dans le même temps que la régénération normale dans les morceaux I de l'expérience 17.

Cependant, dans les différentes séries, quelques fragments ont régénéré en avance notable sur les autres. Ainsi, parmi les fragments I, deux présentent déjà, le 6-XII, soit 2 jours après la 2<sup>e</sup> opération, l'indication d'un œil.

L'explication de ces exceptions réside dans le fait suivant, que j'ai pu vérifier par des expériences faites spécialement dans ce but : *lorsqu'un régénérat est détruit seulement partiellement, les parties non détruites continuent à se différencier sans subir de retard appréciable.* Les fragments qui ont régénéré en avance sur les autres sont donc vraisemblablement ceux dont le régénérat avait été incomplètement désorganisé. Ce résultat montre d'ailleurs qu'au moment de la 2<sup>e</sup> opération, les *potentialités des différentes parties du régénérat* sont déjà *fixées*.

*Expérience 34.* 18 morceaux III sont prélevés le 8 I-29 sur des Planaires de grande taille, récoltées le 22 XI 28. Le 10-I, je détruis les régénérats de 6 des fragments. Le 14-I, même opération sur 6 autres fragments. Les 6 derniers régénèrent normalement.

Dans les 3 lots, les yeux se sont différenciés sensiblement au même moment, le 17-I, soit 9 jours après la 1<sup>re</sup> opération. Ainsi, dans ces morceaux III, une 2<sup>e</sup> opération, faite 2 ou 3 jours après la première, ne provoque aucun retard dans la différenciation des yeux. Il apparaît donc clairement que la 2<sup>e</sup> régénération est plus rapide que la 1<sup>re</sup>.

De ces expériences, on doit conclure que les potentialités des niveaux antérieurs sont apparues, dans les régénérats qui doivent donner une tête, 2 ou 3 jours après la section, c'est-à-dire bien avant que la tête soit morphologiquement différenciée.

Les expériences relatives à la production des formes bipolaires relatées au chapitre IV, 2 montrent que la différenciation des régénérats doit être *déterminée irréversiblement* dès cette époque. Il semble donc que l'apparition, dans les régénérats des morceaux II et III, d'une capacité de régénération plus rapide, soit liée à leur *détermination* en têtes.

b) Dans une autre série d'expériences, j'ai réopéré des fragments en cours de régénération, en pratiquant les sections, non plus dans la région des régénérats, mais en plein dans les *parties anciennes* ou dans la *zone de morphallaxis*. Les conclusions générales de ces expériences sont les suivantes :

1° Si la section passe dans des *parties anciennes* qui n'ont pas encore été englobées dans une zone de morphallaxis, le temps de différenciation des yeux est le même que si la section était faite, au même niveau, dans l'individu primitif. Ce n'est qu'après un temps assez prolongé que la réduction subie par le fragment sous l'influence de l'inanition cause une légère diminution du temps de différenciation des yeux.

2° Si la section passe dans la *zone de morphallaxis*, le temps de différenciation des yeux est celui qui caractérise le niveau des organes qui s'y différencient. Ainsi, si dans un morceau III, au stade de la fig. 20, on fait une section passant au niveau du pharynx en voie de différenciation, le fragment postérieur différencie des yeux dans le même délai que si la section était faite au niveau du pharynx d'un individu normal.

3° Lorsque la régulation morphologique est complète, l'individu produit par régénération présente une série normale de niveaux physiologiques, et, quel que soit le fragment dont il provient, ne diffère en rien, à ce point de vue, d'un individu normal de même taille.

Ainsi, on constate que les *parties anciennes* du fragment conservent longtemps les caractères de leur différenciation primitive : la section du fragment ne déclenche pas aussitôt une nouvelle répartition régulière des niveaux physiologiques, s'étendant d'emblée sur toute sa longueur. Dans un morceau III, après la mise en place de la tête, il existe au contraire, du point de vue de la différenciation physiologique des niveaux, une sorte de *discontinuité*, la tête nouvellement différenciée étant

bien équivalente à la tête primitive, mais se trouvant presque au contact de parties anciennes qui ne représentent toujours que le tiers postérieur du corps. La croissance, — ou l'extension par voie de *morphallaxis*, — de la zone intercalaire vient ensuite combler peu à peu cette discontinuité.

Ce n'est que lorsque les parties anciennes se trouvent englobées dans la zone de *morphallaxis* qu'elles acquièrent les caractères de niveaux physiologiques nouveaux. Le changement de différenciation physiologique des parties anciennes accompagne ou précède de peu la progression du remaniement morphologique. On voit que ces expériences de seconde régénération viennent confirmer la conception des phénomènes de *morphallaxis* exposée précédemment.

c) Un autre résultat intéressant des expériences de régénérations répétées a trait à la production des *formes anormales*. Lorsqu'on recoupe une tête anormale produite par une première régénération, il se régénère presque toujours une tête normale, et dans le même délai que si on décapitait un animal normal et intact. Seuls les fragments qui n'ont rien différencié lors d'une première régénération (fig. 15, e) ne régénèrent parfois normalement qu'à la 3<sup>e</sup> opération.

Les tissus du régénérat et les tissus immédiatement voisins ont donc acquis, après une première régénération, la potentialité, caractéristique des niveaux antérieurs du corps, de régénérer toujours des têtes normales. Cette acquisition est peut-être précoce et corrélative aussi de la *détermination* du régénérat, car, dans l'expérience 33, les régénérats des morceaux III, désorganisés 4 jours après la première section, n'ont régénéré que des têtes normales, alors que les témoins (expérience 17), n'ayant subi qu'une seule opération, ont fourni un certain nombre de formes anormales.

#### 4. L'influence des conditions externes.

a) *Influence de la température.* — La température est, de toutes les conditions externes, celle qui a de beaucoup l'influence la plus considérable sur l'activité de la régénération. Mais, à l'inverse de ce qui se produit pour la croissance, les variations de température, si elles modifient le *temps* neces-

saire à l'accomplissement des diverses phases de la régénération, ne semblent changer en rien le résultat final.

J'ai obtenu des régénérations normales à toutes les températures comprises entre la température d'une glacière (environ 5°) et la température de 20°. Au-dessus de 20°, on observe une forte mortalité. Dans toute cette marge de température, le temps nécessaire à la différenciation des yeux, à un même niveau et chez des animaux semblables, décroît constamment lorsque la température s'élève. Il ne semble donc pas y avoir de température optimum pour la régénération, dont l'activité ne cesse d'augmenter jusqu'à la température mortelle.

Le temps de différenciation des yeux, le long d'une section faite immédiatement derrière la tête, chez des animaux de taille moyenne, est de 4 jours  $1/2$  à 20°, 5 jours à 18°, 8 jours à 14°, 20 jours à 7°. Le *coefficient de température* a pour valeur, approximativement, 4 entre 5° et 13°, 3 entre 10° et 20°. On a déjà constaté, pour un certain nombre de phénomènes biologiques, que le coefficient de température n'avait pas la même valeur dans toute l'échelle des températures et diminuait lorsque la température s'élevait.

A toutes les températures, on constate des différences du même ordre de grandeur entre les vitesses de régénération aux différents niveaux du corps : la température n'exerce pas une action différentielle sur les divers fragments.

D'autre part, les caractères de la différenciation des régénérats sont les mêmes à toutes les températures : la tête, au moment de sa première différenciation, occupe toujours la même fraction de la longueur totale du régénérat (comparer notamment les données des expériences 25 et 26, conduites à des températures différentes). Cette constatation rend difficilement acceptable l'hypothèse de CHILD, qui considère les variations dans les proportions des structures régénérées comme dues à des différences de métabolisme : la température influence le métabolisme, sans modifier les proportions des parties régénérées.

Enfin, j'ai déjà signalé (M. ABELOOS, 1927) que la chute de poids que subissaient des animaux en régénération, entre le moment de la section et l'époque de la différenciation des yeux, était indépendante de la température.

b) *Influence d'autres facteurs externes.* — J'ai étudié la régénération de fragments placés dans des solutions de diverses substances, notamment de sels minéraux, utilisés jusqu'à la dose mortelle, sans parvenir à mettre en évidence une influence de ces substances sur le temps de différenciation des yeux.

M. POPOFF et PETKOFF (1924) ont affirmé que certaines substances, de natures variées, avaient une action stimulante notable sur la régénération de la tête chez *Pl. goniocephala*. J'ai répété les expériences de ces auteurs, notamment avec le chlorure de magnésium, sans constater d'influence nette ni sur le temps de différenciation des yeux ni sur la taille des régénérats.

Enfin, j'ai constaté que, chez des animaux préalablement alimentés à l'aide de thyroïde fraîche, la différenciation des yeux n'était pas plus rapide que chez des animaux alimentés normalement.

---

## CHAPITRE VI

### LA RÉGÉNÉRATION A PARTIR DE SECTIONS NON TRANSVERSALES

#### 1. La régénération latérale.

On sait que les Planaires sont capables de régénérer le long de sections faites suivant un plan sagittal (plan parallèle au plan de symétrie du corps). Par exemple, une section coïncidant avec le plan de symétrie est suivie de la restitution complète de la moitié du corps ainsi séparée. Les notions qui se dégagent de l'étude de la régénération antérieure ou postérieure peuvent-elles être appliquées à cette régénération latérale? Existe-t-il, dans le sens latéral comme dans le sens longitudinal, une série de *niveaux différenciés* du point de vue de leurs potentialités régénératrices?

L'étude de la régénération latérale est rendue difficile par l'absence de *repères morphologiques* semblables à ceux qui jalonnent l'axe antéro-postérieur du corps. Seuls, les yeux peuvent être utilisés comme tels, mais la régénération dans la région de la tête présente, comme on l'a déjà vu, des caractères spéciaux.

On peut suppléer à cette insuffisance des points de repère en combinant la régénération latérale avec la régénération dans le sens longitudinal. On verra en effet (expérience 36) que les parties qui sont régénérées le long d'une section transversale partielle correspondent seulement à la portion de l'axe transversal du corps qui se trouve représentée dans le fragment, — résultat qui démontre déjà la réalité de la différenciation latérale. Il suffira par conséquent, pour déceler l'apparition de nouveaux niveaux latéraux, de pratiquer une section transversale dans le fragment en voie de régénération latérale.

a) *Régénération latérale simple.*

J'ai observé le temps de différenciation des yeux chez des animaux fendus longitudinalement suivant le plan de symétrie du corps (fig. 23, a).

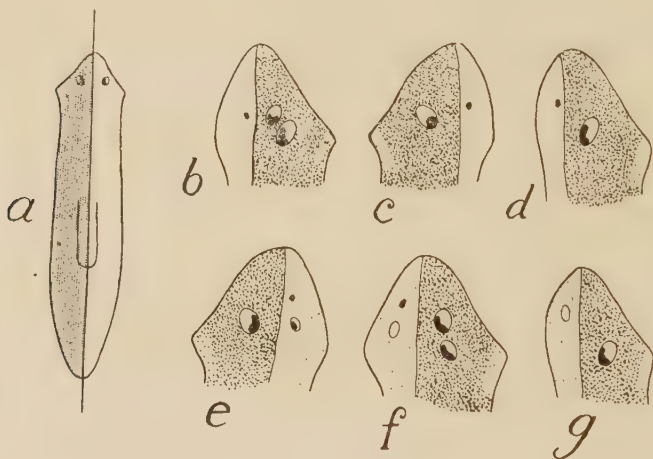


Fig. 23. — Expérience 35.

*Expérience 35.* — 6 *Pl. gonocephala*, de taille moyenne, récoltées à Voisenon le 26-II-27, présentant quelques yeux surnuméraires, sont opérées le 5-III-27 et maintenues à 20°. Le 12-III, sur les 12 fragments, 5 seulement présentent un œil nettement indiqué. Les figures 23 b, c, d, représentent 3 de ces fragments. Le 23-III, après 18 jours de régénération, 5 fragments ont régénéré un œil normal. Les autres présentent tous des anomalies variées : yeux supplémentaires, yeux blancs, etc., ou n'ont encore rien différencié. Les figures 23 e, f, g, représentent les têtes de 3 de ces fragments anormaux.

Toutes les expériences de ce genre donnent ainsi des résultats très variés. La régénération de l'œil est rarement normale, et toujours plus lente que dans le cas de régénération longitudinale. Enfin, on obtient fréquemment des yeux supplémentaires, manifestant les potentialités spéciales des tissus de la tête (cf. Chap. IV, 2, d).

Dans les fragments sectionnés comme l'indique la fig. 23, a, le pharynx, détruit par la section, est régénéré sensiblement à la limite des parties anciennes et des parties régénérées, et au milieu de la longueur du corps. Cette situation du pharynx

régénéré, au niveau de l'axe longitudinal qui correspondait précisément au pharynx ancien, met en évidence une fois de plus l'existence, dans les parties anciennes, d'une différenciation longitudinale, subsistant même en l'absence des organes qui en sont la manifestation morphologique, et dirigeant la différenciation du régénérat latéral.

b) *Régénérations latérale et longitudinale simultanées.*

Dans les expériences relatées ici, les animaux, décapités, sont découpés par des sections transversales en fragments égaux ; puis chacun de ces fragments est sectionné suivant son plan de symétrie (fig. 24, a). Des fragments identiques, mais non sectionnés longitudinalement, servent de témoins.

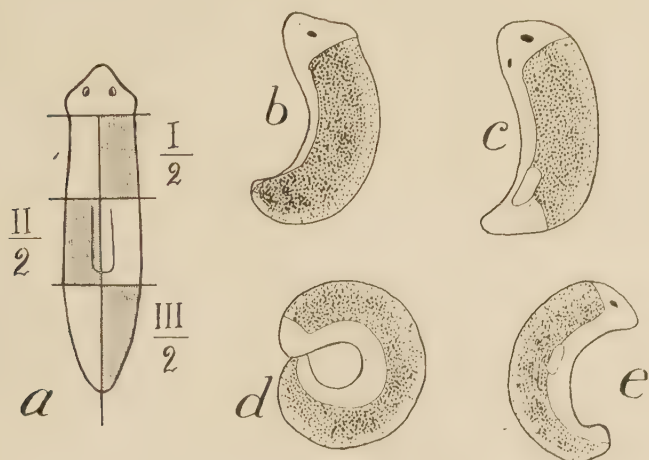


Fig. 24 — Expérience 36 : *b*, morceau  $\frac{I}{2}$  (fig. *a*), après 5 jours de régénération ; *c*, morceau  $\frac{I}{2}$ , fixé après 8 jours de régénération ; *d* et *e*, morceaux  $\frac{III}{2}$  après 5 jours et après 10 jours de régénération.

**Expérience 36.** — 40 Planaires identiques à celles de l'expérience 17, qui sert d'expérience témoin, sont sectionnées, comme l'indique la fig. 24, *a*, le 30-XI-28, à 18 heures, et les fragments  $\frac{I}{2}$ ,  $\frac{II}{2}$ ,  $\frac{III}{2}$ , mis à régénérer à 20°. Dans tous, l'œil correspondant au côté du corps dont provient le fragment apparaît avant l'autre : il est désigné sous le nom de 1<sup>er</sup> œil dans le tableau XIV ci dessous.

On voit, en comparant les temps de différenciation du 1<sup>er</sup> œil aux temps observés dans l'expérience 17 que la régénération le long d'une *demi-section transversale* se produit, à tous les niveaux, avec la *même vitesse que le long d'une section transversale complète* (soit en 5 jours, 7 jours et 9 jours), mais qu'il ne se différencie qu'un œil et une *demi-tête*, correspondant au côté du corps représenté dans les parties anciennes du fragment.

Le 2<sup>e</sup> œil ne se différencie que plus tardivement, — au bout d'un temps sensiblement double de celui qui est nécessaire à la différenciation du 1<sup>er</sup> œil, — et à un moment où la régénération le long de la section sagittale a commencé à restituer la moitié du corps manquante, et notamment son cordon nerveux. La différenciation du 2<sup>e</sup> œil n'est d'ailleurs normale que dans un certain nombre de fragments. Dans les autres, on observe des anomalies variées, notamment des yeux blancs, ou des yeux dont la tache pigmentaire n'est pas en coïncidence avec la zone dépigmentée ; ou bien, la différenciation est très retardée, ou même ne se produit pas du tout. On remarquera aussi que la différenciation du 2<sup>e</sup> œil est, comme celle du 1<sup>er</sup> œil, plus tardive dans les morceaux postérieurs.

Le pharynx est régénéré, dans tous les fragments, à la limite des parties anciennes et des parties régénérées latéralement, même si le 2<sup>e</sup> œil n'est pas encore différencié. Sa position sur l'axe longitudinal du fragment correspond respectivement, dans les morceaux  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{II}{2}$  et  $\frac{III}{2}$ , à celle qu'il occupe dans les morceaux I, II et III (fig. 24, *c* et *e*).

J'ajouterai que, dans les expériences de ce type, la longueur des fragments n'a pas d'influence nette sur les temps de différenciation ni du 1<sup>er</sup> œil, ni du 2<sup>e</sup> œil : ainsi, les fragments représentés par la figure 26, *c*, se comportent comme les fragments  $\frac{I}{2}$  de l'expérience précédente.

On peut encore obtenir la régénération à partir d'une section transversale partielle en pratiquant cette section sans détacher aucun fragment du corps de la Pfanaire (fig. 25, *a*). Dans ce cas, les lèvres de la plaie tendent à se resouder, et il est nécessaire d'intervenir pour empêcher cette soudure, pendant les quelques jours qui suivent l'opération. La lèvre antérieure tend à régénérer une extrémité postérieure, la lèvre postérieure une tête. On obtient finalement deux individus soudés l'un à l'autre comme l'indique la

TABLEAU XIV (Expérience 36).

| Dates                                | I<br>Morceaux $\frac{1}{2}$                                                            | II<br>Morceaux $\frac{1}{2}$                                                    | III<br>Morceaux $\frac{1}{2}$                                                |
|--------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|
| 5-XII-28, 40 heures<br>(4 jours 1/2) | 20 { 16, 4 <sup>er</sup> œil nt. ind. (fig. 24, b)<br>3, » à p. ind.<br>1, » rien      |                                                                                 | 20, aucune indication d'œil (fig. 24, d)                                     |
| 6-XII (5 jours 1/2)                  | 20 49, 4 <sup>er</sup> œil nt. marq.                                                   | 20 { 8, 4 <sup>er</sup> œil nt. ind.<br>10, » à p. ind.<br>2, » rien            |                                                                              |
| 7-XII (6 jours 1/2)                  |                                                                                        | 19 48, 4 <sup>er</sup> œil nt. ind.                                             | 19 { 44, 4 <sup>er</sup> œil à p. ind.<br>8, » rien                          |
| 8-XII (7 jours 1/2)                  | 20 { 4 <sup>er</sup> œil nt. formé, dont<br>4, 2 <sup>e</sup> œil indiqué (fig. 24, c) |                                                                                 | 49 { 2, 4 <sup>er</sup> œil nt. ind.<br>15, » à p. ind.<br>2, » rien         |
| 10-XII (9 jours 1/2)                 | 19 { 9, 2 <sup>e</sup> œil indiqué<br>10, » rien                                       | 49 { 18, 4 <sup>er</sup> œil nt. formé, dont 2,<br>2 <sup>e</sup> œil à p. ind. | 17 { 16, 4 <sup>er</sup> œil nt. marq. (fig. 24, e)<br>4, » nt. ind.         |
| 12-XII (11 jours 1/2)                | 49 { 10, 2 <sup>e</sup> œil apparu<br>9, » rien                                        | 19 6, 2 <sup>e</sup> œil apparu                                                 | 17 { 17, 4 <sup>er</sup> œil nt. formé dont 2,<br>2 <sup>e</sup> œil indiqué |
| 47-XII                               | 49 { 44, 2 <sup>e</sup> œil normal<br>8, » rien ou anormal                             | 49 { 9, 2 <sup>e</sup> œil normal<br>10, » rien ou anormal                      | 17 { 6, 2 <sup>e</sup> œil normal<br>41, » rien ou anormal                   |
| 28-XII (28 jours)                    |                                                                                        | 49 { 44, 2 <sup>e</sup> œil normal<br>8, » rien ou anormal                      | 47 { 10, 2 <sup>e</sup> œil normal<br>7, » rien ou anormal                   |

figure 25, *b*. Mais la tête régénérée ne porte longtemps qu'un seul œil, le 2<sup>e</sup> œil ne se différenciant que très tardivement, et souvent de façon anormale.

On peut encore rapprocher de ces cas celui des sections du type de la figure 25, *c*, qui donnent naissance à des *individus à deux têtes* (fig. 25, *d*) : les têtes régénérées ne présentent longtemps qu'un seul œil, et la différenciation du 2<sup>e</sup>, toujours tardive et souvent anormale, est liée à la régénération latérale le long de la section sagittale.

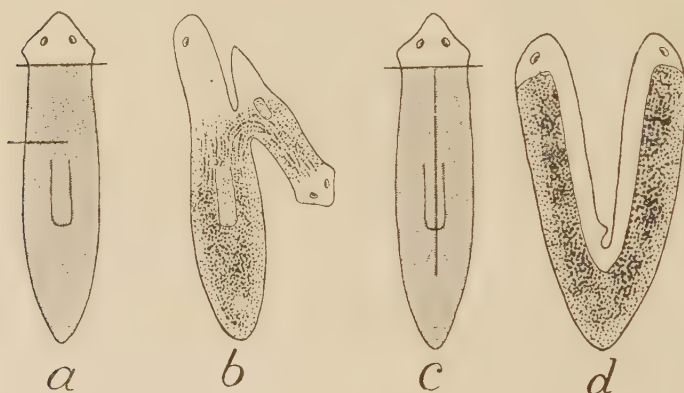


Fig. 25.

On doit conclure de tous ces faits qu'une *demi-section transversale* n'a que la *potentialité de régénérer une demi-tête*. T.-H. MORGAN (1901), puis W. GOERSCH (1925), ont tiré d'expériences analogues, réalisées notamment sur *Pl. lugubris*, des conclusions différentes. D'après MORGAN, dans des fragments analogues à mes morceaux  $\frac{1}{2}$ , il se différencierait, le long de la demi-section antérieure, une tête complète, dont les yeux seraient seulement légèrement inégaux. D'autre part, en pratiquant la section sagittale quelques jours seulement après les sections transversales, MORGAN et GOETSCH constatent qu'alors la demi-section ne régénère qu'un œil, le 2<sup>e</sup> œil apparaissant plus tardivement. Les auteurs donnent de ce résultat l'interprétation suivante : il se produit, durant le laps de temps qui sépare les deux opérations, une *détermination* des potentialités dans le régénérat, de telle façon que la moitié droite du régénérat ne peut plus se différencier qu'en une moitié droite de tête. Quand au contraire les sections sont simultanées, le régénérat

correspondant à la demi-section transversale serait déterminé d'emblée comme une tête complète.

Si ce dernier point était exact, on devrait admettre que la différenciation des régénérats se trouve déterminée indépendamment des parties anciennes qui leur servent de base, et que toute section a la potentialité de différencier une tête complète, ayant d'emblée la symétrie bilatérale. L'observation précise de l'époque de différenciation des yeux, à laquelle je me suis astreint dans mes expériences, me permet de rejeter la conclusion de MORGAN et de GOETSCH. Des essais du même type, pratiqués sur *Pl. lugubris*, m'ont montré que ma conclusion pouvait être étendue à cette espèce.

c) *Régénérations latérale et longitudinale non simultanées.*

On peut se demander si, dans les expériences précédentes, le 2<sup>e</sup> œil, qui apparaît tardivement, correspond à une régénération latérale à partir de la demi-tête nouvellement différenciée, ou à une régénération longitudinale à partir des tissus régénérés représentant la seconde moitié du corps. *A priori*, la seconde hypothèse est la plus vraisemblable, car on a vu précédemment (expérience 35) que, dans la région de la tête, la régénération latérale simple donnait lieu à de nombreuses anomalies. Les expériences suivantes, dans lesquelles des *fragments en voie de régénération latérale* sont recoupés transversalement, vont éclairer ce point.

*Expérience 37.* — Le 20-I-27, 10 fragments semblables à celui de la fig. 26, a, sont prélevés sur 5 Planaires récoltées le 21-XII-26, et placés à la température de 20°. Le 25-I-27, 4 de ces fragments sont décapités par une section S (fig. 26, a).

Le 29-I, les 4 fragments recoupés ont un 1<sup>er</sup> œil indiqué, et 3 ont également l'indication du 2<sup>e</sup> œil. Sur les 6 fragments non recoupés, aucun n'a régénéré latéralement un 2<sup>e</sup> œil.

On voit que l'avance donnée à la régénération latérale, dans les fragments recoupés transversalement suivant S, a hâté la différenciation du 2<sup>e</sup> œil. La présence d'un 1<sup>er</sup> œil différencié, dans les autres fragments, semble au contraire inhiber la différenciation du 2<sup>e</sup>.

*Expérience 38.* — Le 17-XII-28, les 8 morceaux  $\frac{1}{2}$  de l'expérience 36, qui n'ont pas différencié normalement un 2<sup>e</sup> œil, sont décapités. Le 22-XII-28, 7 de ces fragments ont régénéré une tête normale, pourvue de deux yeux légèrement inégaux, le plus développé correspondant à la moitié ancienne du corps. Le 24-XII, les 8 fragments recoupés possèdent deux yeux normaux, souvent légèrement inégaux (fig. 26, b).

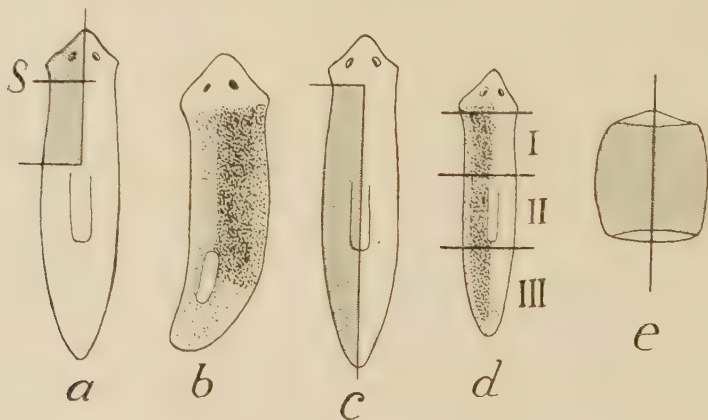


Fig. 26.

Le *régénérat latéral*, représentant la moitié du corps qui manquait au fragment, se montre donc capable de déterminer la différenciation d'un œil normal; mais une nouvelle section transversale est nécessaire pour lui permettre de manifester régulièrement cette potentialité. La différenciation du 2<sup>e</sup> œil, qui se produisait avec peine dans les tissus d'un régénérat déjà âgé se fait facilement lorsqu'elle est déterminée dans des tissus nouvellement régénérés.

*Expérience 39.* — Le 18-X-26, 6 fragments semblables à celui de la figure 26, c, sont prélevés sur 3 Planaires récoltées le 8-X, et placés à 20°. Ils régénèrent tous un 1<sup>er</sup> œil, 5 jours après l'opération, et, 5 d'entre eux, un 2<sup>e</sup> œil, au bout de 9 jours.

Le 4-XI-26, les individus produits par la régénération de ces 5 fragments, dans lesquels on peut encore distinguer les parties anciennes des parties régénérées, sont décapités et découpés transversalement en 3 fragments égaux (fig. 26, d). Les fragments I régénèrent *simultanément*, 4 jours  $\frac{1}{2}$  après cette 2<sup>e</sup> opération, deux yeux légèrement inégaux, le plus développé étant du côté des parties anciennes. Les fragments II et III régénèrent normalement l'œil du côté ancien (en 5 jours  $\frac{1}{2}$  et 7 jours respectivement), mais la différenciation du 2<sup>e</sup> œil y est retardée jusqu'au 13-XI, soit 9 jours après la 2<sup>e</sup> opération.

*Expérience 40.* — Le 4-IV-27, les individus provenant de l'expérience 35 du 5-III-27 sont décapités et coupés transversalement en 3 fragments égaux, après avoir effectué un repas. Cette fois, dans les 3 séries de fragments, les deux yeux apparaissent *simultanément*, en 3 jours  $1/2$ , 4 jours et 6 jours, respectivement.

Ces deux dernières expériences montrent que le pouvoir de différencier un œil est acquis d'abord par la portion antérieure du régénérat latéral; autrement dit, que *la régénération latérale est plus rapide dans les régions antérieures du corps*. En effet, après 2 semaines de régénération latérale (expérience 39), la restitution de la différenciation latérale est complète au niveau des morceaux I, qui différencient 2 yeux simultanément, mais ne l'est pas encore aux niveaux des morceaux II et III. Après un mois de régénération latérale (expérience 40), la restitution est complète sur toute la longueur du corps.

Dans l'expérience suivante, des *fragments en voie de régénération longitudinale* sont *sectionnés sagittalement*.

*Expérience 41.* — Le 8-I-29, je prélève, sur des Planaires récoltées le 22-XI-28, 10 morceaux I, dont 5 sont immédiatement sectionnés suivant leur plan de symétrie (lot *a*). Les 5 autres (lot *b*) ne sont sectionnés sagittalement que le 14-I-29, après 3 jours de régénération longitudinale (fig. 26, *e*).

Le 16-I, tous les fragments des 2 lots ont un 1<sup>er</sup> œil nettement marqué. Le 24-I, le 2<sup>e</sup> œil est apparu dans 9 fragments du lot (*a*), alors que tous les fragments du lot (*b*) n'ont encore qu'un seul œil.

Ainsi, dans le lot (*b*), la section sagittale n'a pas retardé la différenciation du 1<sup>er</sup> œil dans chaque moitié de régénérat. La différenciation du 2<sup>e</sup> œil subit au contraire un retard net par rapport aux fragments du lot (*a*).

Ce dernier résultat montre bien que *la différenciation du 2<sup>e</sup> œil est liée à la régénération latérale le long de la section sagittale*. Il explique le résultat obtenu par MORGAN et par GOETSCH, dont j'ai déjà discuté l'interprétation.

d) *Régénération latérale le long de sections  
ne coïncidant pas avec le plan de symétrie du corps.*

J'ai étudié la régénération de tous les types de fragments (*a*, *b*, *c*, *d*) représentés par la figure 27.

1<sup>o</sup> Les morceaux (*a*) (fig. 27), qui comprennent environ les

trois quarts de la largeur de l'animal, régénèrent d'abord un 1<sup>er</sup> œil, — correspondant à la moitié du corps qui est complète, — en même temps que les fragments I ou  $\frac{1}{2}$  du même niveau. Le 2<sup>e</sup> œil ne se différencie qu'ensuite, mais moins tardivement et plus régulièrement que dans les morceaux  $\frac{1}{2}$ .

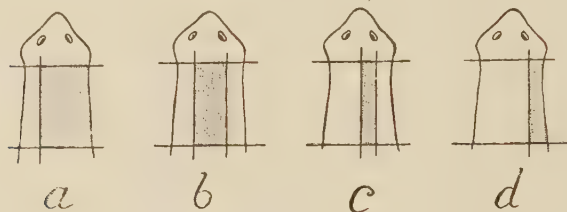


Fig. 27.

*Expérience 42.* — 10 morceaux (a), coupés le 22-XII-28, ont tous différencié un 1<sup>er</sup> œil le 27-XII. Dès le 28-XII, 8 fragments ont un 2<sup>e</sup> œil à peine ou nettement indiqué. Le 31-XII-28, les 10 fragments présentent 2 yeux, légèrement inégaux.

Dans les individus régénérés (fig. 28, a), les parties anciennes conservent la situation qu'elles occupaient dans l'individu primitif, ainsi qu'on peut en juger d'après la position des yeux et du pharynx régénérés.

2<sup>o</sup> Les morceaux (b) (fig. 27) régénèrent simultanément deux yeux, souvent un peu plus tard que les morceaux I, complets, du même niveau.

3<sup>o</sup> Dans les morceaux (c) (fig. 27), le 1<sup>er</sup> œil, — correspondant toujours à la moitié du corps représentée dans le fragment, — apparaît plus tard que dans les morceaux I ou  $\frac{1}{2}$ . Le 2<sup>e</sup> œil se différencie encore plus tardivement que dans les morceaux  $\frac{1}{2}$ , et présente des anomalies plus fréquentes.

*Expérience 43.* — 8 morceaux (c) sectionnés le 22-XII-28.

Le 28-XII, 3 seulement ont un 1<sup>er</sup> œil indiqué.

Le 31-XII, 6 ont différencié un 1<sup>er</sup> œil (fig. 28, b): Les 2 autres n'ont rien différencié et ne différencieront rien jusqu'à la fin de l'expérience.

Le 3-I-29, soit 12 jours après l'opération, un individu a différencié un 2<sup>e</sup> œil.

Le 14-I-29 (23 jours après l'opération), 2 individus seulement présentent deux yeux normaux; les 4<sup>e</sup>s autres présentent des anomalies variées (fig. 28, c).

On peut faire au sujet de la position des parties anciennes dans les individus régénérés les mêmes remarques que pour les morceaux (a).

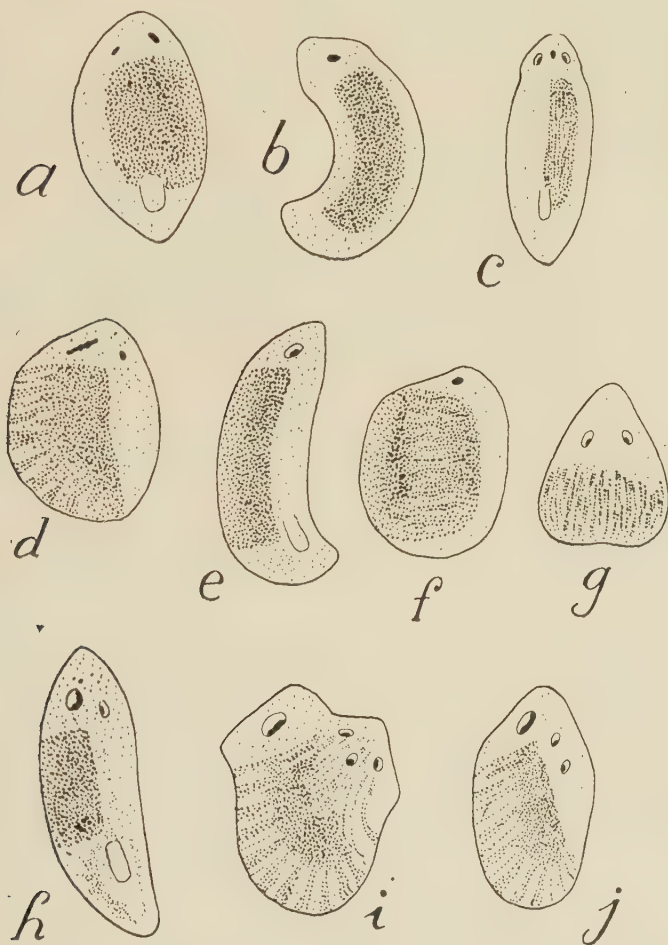


Fig. 28. — a, morceau (a) (fig. 27); b et c, morceaux (c); d à j, morceaux (d) (fig. 27).

4° Les morceaux (d) (fig. 27) sont ceux qui donnent les résultats les plus variés. On sait depuis MORGAN (1898) que de tels fragments peuvent régénérer dans certains cas, le long de la section longitudinale, une tête dont l'axe se trouve être per-

pendiculaire à l'axe primitif de l'individu. OLMSTED (1918), qui a étudié spécialement ce phénomène chez *Pl. maculata*, a constaté que dans ces cas le système nerveux du fragment formait un anneau fermé sur lui-même, et il conclut qu'en réalité il n'y a pas eu altération de la polarité.

J'ai pu constater dans mes fragments (*d*), outre ces régénérations d'un type aberrant, des régénérations du type normal. Enfin, j'ai observé dans certains fragments une sorte de superposition des deux types de régénération.

*Expérience 44.* — 17 morceaux (*d*), sectionnés le 22-XII-28.

Le 31-XII, sur 16 fragments restants, 10 seulement ont un 1<sup>er</sup> œil marqué, correspondant à la section transversale antérieure.

Le 4-I-29, 4 fragments ont 2 yeux indiqués (fig. 28, *d*) ; 40 autres ne présentent qu'un 1<sup>er</sup> œil (fig. 28, *e* ou *f*) ; enfin, un fragment, qui a différencié deux yeux normaux, présente manifestement une rotation apparente de son axe de polarité (fig. 28, *g*).

Le 8-I-29, sur 16 fragments :

1 n'a rien différencié ;

5 n'ont encore qu'un seul œil (fig. 28, *e* ou *f*) ;

2 ont différencié deux yeux normaux en conservant leur polarité primitive (fig. 28, *h*) ;

4 sont semblables à la fig. 28, *g* ;

4 présentent une multiplicité des yeux indiquant qu'il a dû se produire une superposition des deux types de régénération (fig. 28, *i* et *j*).

Dans tous les fragments (*d*) (fig. 27), la première différenciation est celle d'un 1<sup>er</sup> œil, correspondant à la moitié du corps représentée dans le fragment. Il apparaît plus tardivement que dans les morceaux  $\frac{1}{2}$ . Les complications résultant de l'enroulement du fragment sur lui-même et de la soudure des différentes sections ne se manifestent que secondairement. Dans quelques cas (fig. 28, *h*), la régénération reste normale, et les parties anciennes occupent dans l'individu régénéré la même situation que dans l'individu primitif.

*Conclusions.* — Dans tous les fragments comportant deux sections longitudinales parallèles, la régénération latérale le long de ces sections tend à restituer la totalité de la *différenciation transversale* de l'individu. *Les yeux ne sont différenciés qu'au fur et à mesure que les parties correspondantes de l'axe transversal sont restituées.*

L'ensemble de mes expériences sur la régénération latérale,

confirme cette notion qu'il existe, dans le sens latéral comme dans le sens longitudinal, une série de *niveaux* différenciés, conservant leurs propriétés dans les fragments, et dirigeant la différenciation des régénérats.

## 2. La régénération à partir de sections obliques.

L'étude de la régénération d'organes sectionnés obliquement à leur axe a montré, de façon générale, que la croissance des parties régénérées se faisait perpendiculairement à la surface de section, c'est-à-dire obliquement à l'axe de l'organe. Ce fait, établi sur de nombreux matériels (extrémités caudales des Amphibiens, des Lézards, nageoire caudale des Poissons, extrémités antérieures et postérieures des Annélides, bras des Astéries, polypes de Tubulaires, etc.), est connu sous le nom de « règle de Barfurth ». L'organe régénéré dans une direction anormale peut subir secondairement, dans certains cas, une régulation de sa position.

D'après les auteurs, la règle de Barfurth s'appliquerait aussi à la régénération de la tête et de l'extrémité postérieure chez les Planaires. Mais la croissance serait plus rapide dans une portion de la section : la portion la plus antérieure pour le régénérat antérieur, la portion la plus postérieure pour le régénérat postérieur. D'autre part, la différenciation serait localisée à ces portions extrêmes des régénérats. Enfin, le fragment comprendrait, au début de la régénération, 3 axes de symétrie distincts : celui des parties anciennes, celui du régénérat antérieur, celui du régénérat postérieur (fig. 29, e). Il se produirait ensuite une régulation de la position des organes régénérés, due à une inégalité de la croissance sur les deux flancs des régénérats (MORGAN, 1901).

Parmi ces données classiques, un fait semble en contradiction avec les conclusions tirées de mes expériences précédentes : la différenciation d'une tête complète à partir d'une portion seulement de la section oblique, c'est-à-dire en relation avec une fraction seulement de l'axe transversal du corps. Cette contradiction m'a conduit à reprendre des expériences de sections obliques en les contrôlant par l'observation du temps de différenciation des yeux.

J'ai réalisé divers types de fragments, dont les principaux sont représentés par les figures 29, *a*, *b*, *c*, *d*.

Dans tous ces fragments, les deux yeux différenciés par la section oblique apparaissent *successivement* : le 1<sup>er</sup> œil, correspondant au côté du corps représenté dans la portion antérieure de la section, se différencie en même temps que dans une section transversale faite au même niveau. Le 2<sup>e</sup> œil apparaît quelques jours après.

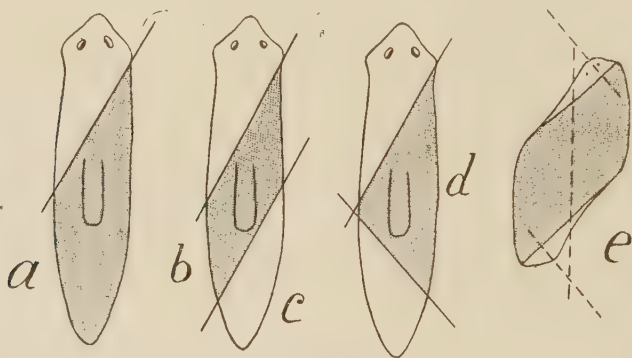


Fig. 29.

*Expérience 45.* — Fragments (*a*) et (*b*) (fig. 29), coupés le 22-I-29, et placés à 20°.

Le 1<sup>er</sup> œil apparaît le 27-I ; le 2<sup>e</sup>, le 30-I.

Si les deux yeux étaient différenciés par une faible portion seulement de la surface de section, ils correspondraient sensiblement à un même niveau du corps et devraient apparaître en même temps. Il semble donc que le 2<sup>e</sup> œil différencié corresponde en réalité à la *portion postérieure de la surface de section*.

L'observation des fragments en régénération fixés en extension, facilitée par la présence de traînées pigmentaires à la limite des parties anciennes et des parties régénérées, montre que les axes de symétrie du fragment et du régénérat sont bien en continuité (fig. 30). L'apparence qui a pu tromper les auteurs est due à un raccourcissement de la moitié antérieure de la section. Ce raccourcissement tient à ce que la portion antérieure, étroite, du fragment se replie vers l'intérieur, et,

fournissant une masse importante de cellules de régénération, subit une réduction rapide.

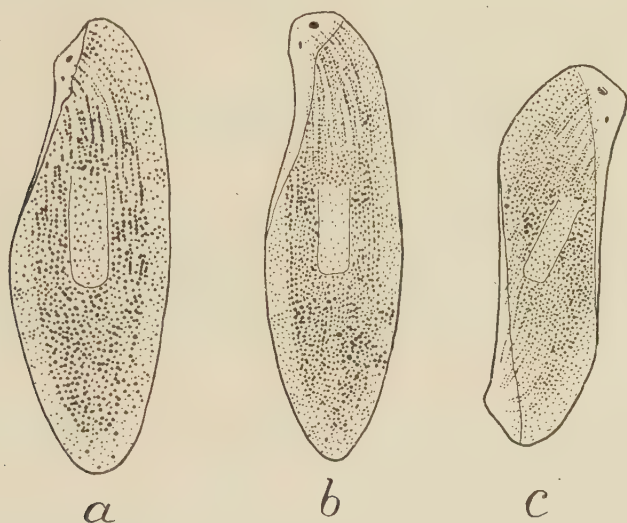


Fig. 30. — Expérience 43 : *a*, morceau (*a*) (fig. 29) fixé après 9 jours de régénération ; *b*, morceau (*a*) fixé après 14 jours ; *c*, morceau (*b*) (fig. 29), fixé après 14 jours.

Les résultats des expériences de régénération le long de sections obliques ne sont donc pas en contradiction avec les conclusions tirées précédemment des expériences de sections transversales et sagittales.

## RÉSUMÉ DE LA SECONDE PARTIE

1° Dans des fragments d'égale taille, limités par deux sections transversales et prélevés dans les différentes régions du corps de *Pl. gonocephala*, le *temps nécessaire à la différenciation des yeux régénérés* croît depuis la région située immédiatement derrière la tête jusqu'à l'extrémité postérieure de l'individu.

Dans ces fragments, la *vitesse de croissance* en longueur des régénérats décroît légèrement des régions antérieures aux régions postérieures de l'individu sectionné.

La *fréquence des anomalies* dans la régénération de la tête augmente des régions antérieures aux régions postérieures du corps.

Au moment de la première différenciation des yeux, la tête a sensiblement la même longueur dans tous les fragments, mais elle occupe une portion d'autant plus grande du régénérat que le niveau de la section est plus antérieur dans l'individu primitif.

2° La *longueur relative des fragments* (fraction de l'individu primitif comprise dans le fragment) n'a, à aucun niveau, d'influence sensible ni sur le temps de différenciation des yeux, ni sur la fréquence des anomalies, ni même sur la longueur des régénérats, au moins au début de leur croissance.

3° Les fragments très courts provenant des régions postérieures du corps fournissent une certaine proportion de *formes bipolaires* : la *polarité* dans la régénération est liée à la présence, dans les tissus anciens, d'une portion suffisamment étendue de l'axe antéro-postérieur primitif.

4° La nature de l'organe régénéré par la section postérieure d'un fragment est *déterminée* irréversiblement, 3 jours après la section, *sous l'influence des parties anciennes*.

5° La *tête* des Planaires constitue un *territoire morphogéné-*

lique (GUYÉNOT) à potentialités limitées, dans lequel ne peuvent être régénérés que des yeux.

6° La régénération est possible, chez *Pl. goniocephala*, à toutes les périodes de la vie, y compris la période de sénilité.

Le temps nécessaire à la régénération des yeux est, pour tous les niveaux du corps, fonction de la taille actuelle de l'individu, et augmente dans le même sens qu'elle. Au cours de la réduction de taille causée par le jeûne, ce temps se trouve progressivement raccourci.

La longueur des régénérats formés dans le même temps par des fragments homologues croît avec la taille des individus, mais ne lui est pas proportionnelle : les individus de petite taille régénèrent, relativement à leur taille, plus activement que les gros.

Au moment de sa première différenciation, la tête occupe une portion d'autant plus étendue du régénérat que l'individu est plus petit.

La fréquence des régénérations anormales augmente avec la taille des individus.

7° L'état de nutrition de l'organisme influence légèrement la croissance en longueur des régénérats, mais n'a pas d'influence sensible sur le temps de différenciation des yeux.

8° Si l'on sectionne à nouveau des fragments en régénération, à partir des deux jours qui suivent la première opération, les régénérats de tête produits aux différents niveaux du corps régénèrent tous dans le même délai que des têtes normales.

Les portions intactes d'un régénérat partiellement lésé continuent à se différencier sans changer de potentialités.

9° Les parties anciennes d'un fragment conservent longtemps les caractéristiques de la différenciation qu'elles possédaient dans l'individu primitif.

Les phénomènes de remaniement morphologique des parties anciennes (*morphallaxis*) se produisent à partir des régénérats et progressent dans le sens antéro-postérieur.

10° La régénération à partir de demi-sections transversales ne produit d'abord qu'un œil et une demi-tête. La différenciation du 2<sup>e</sup> œil est liée à la régénération de la moitié manquante du corps et ne se produit que secondairement.

11° Tout fragment compris entre deux sections longitudina-

les est susceptible de régénérer latéralement les parties manquantes.

12° A partir d'une section oblique à l'axe du corps, les deux yeux se différencient successivement, et correspondent bien chacun à une moitié du corps.

13° Dans tous les types de fragments, la différenciation des régénérats s'effectue *en fonction des parties anciennes* représentées dans le fragment.

14° Le temps de différenciation des yeux décroît lorsque la température augmente, jusqu'à la température mortelle. Le *coefficient de température*  $Q_{10}$  est, pour la régénération des yeux, compris entre 3 et 4. Il diminue lorsqu'on s'élève dans l'échelle des températures.

---

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES <sup>(1)</sup>

### 1. Croissance.

La période de développement post-embryonnaire de *Pl. gonocephala* est caractérisée par une augmentation de poids et de taille très considérable, mais ne comporte que des modifications morphologiques ayant un caractère progressif et continu, entrant dans le cadre des phénomènes de *dysharmonie* de croissance. L'allure de la croissance pondérale accuse cette simplicité : la courbe de croissance est une *courbe en S*, et l'on peut dire que l'ensemble du développement post-embryonnaire constitue un seul *cycle de croissance*.

La vitesse de croissance et le poids maximum des animaux peuvent être modifiés dans des proportions considérables sous l'action des *conditions externes* : nutrition et température. D'autre part, la limite de la croissance correspond à un état d'*équilibre* entre l'assimilation et la désassimilation *qui peut être déplacé lorsque les conditions externes viennent à changer*.

Ces faits confèrent au phénomène de croissance chez les Planaires un caractère spécial. Chez les Vertébrés supérieurs, on peut, il est vrai, arrêter momentanément la croissance par une alimentation insuffisante ou inadéquate, mais l'état d'équilibre pondéral ne peut être longtemps prolongé. D'autre part, même dans cet état d'équilibre, la différenciation morphologique se poursuit. Enfin, si après une certaine période d'arrêt de croissance, l'animal est à nouveau nourri, on constate une accélération de la croissance, constituant en quelque sorte un phénomène compensateur. Ainsi, chez les animaux supérieurs, la durée de la croissance et sa limite supérieure semblent déterminées essentiellement par des conditions internes, d'ordre héréditaire. Chez les Planaires, ce sont au contraire les conditions physiologiques externes qui déterminent non seulement

(1) Le lecteur se reportera également aux résumés des deux parties du mémoire.

la durée de la croissance mais la limite supérieure du développement morphologique.

Ce type spécial de croissance n'est probablement pas limité au groupe des Planaires et les lois que j'ai mises en évidence pourront sans doute être étendues à d'autres Invertébrés, notamment aux Cœlentérés et aux Vers, qui peuvent supporter de longues périodes de jeûne accompagnées de régressions morphologiques. Aucun de ces animaux n'a encore fait l'objet d'une étude systématique semblable à celle que j'ai entreprise sur les Planaires.

## 2. Sénilité et rajeunissement.

Les théories de la sénilité peuvent être rangées en deux groupes. Pour certains auteurs, la sénilité serait caractérisée par un ensemble de phénomènes particuliers, se produisant à partir d'un stade déterminé du développement. Pour d'autres, comme MINOT, la sénilité serait un phénomène *progressif*, qui *débiterait dès la naissance*.

J'ai mis en évidence dans le développement post-embryonnaire de *Pl. goniocephala* un certain nombre de phénomènes ayant un caractère *progressif* : la diminution du pouvoir de croissance, la diminution du pouvoir régénérateur, les changements de proportions des différentes parties du corps, la diminution de la capacité relative du tube digestif, de la taille cellulaire relative, du rapport nucléo-plasmique, etc. Ces phénomènes ne sont liés qu'à la *taille* absolue actuelle de l'organisme ; ils ne dépendent directement ni de son âge, ni du degré d'achèvement du développement. On ne doit pas les considérer comme des signes de sénilité à proprement parler.

Une série d'autres phénomènes : la prédominance de la désassimilation sur l'assimilation, l'accumulation de vitellogène accompagnant la ponte, l'apparition d'yeux surnuméraires, sont au contraire caractéristiques de l'achèvement du développement et se produisent, suivant les conditions externes (température), *chez des animaux de tailles très variées*. Comme ils s'accompagnent de signes manifestes de dégénérescence et précèdent souvent la mort d'un certain nombre d'individus, j'ai

été conduit à considérer ces phénomènes comme des manifestations de la sénilité.

J'ai considéré les phénomènes de la première catégorie comme les causes de l'arrêt du développement. Les vrais caractères de sénilité semblent être au contraire les conséquences de la cessation de la croissance.

La réduction de l'organisme sous l'action de l'inanition ou de la régénération est accompagnée de la réversion des phénomènes de la première catégorie. Au contraire, les vrais caractères de sénilité ne disparaissent pas. L'inanition ne produit donc pas un véritable *rajeunissement* de l'organisme, et l'on peut en dire autant de la régénération, en ce qui concerne les parties anciennes des fragments.

Cependant, lorsque la régénération se produit à partir d'un fragment représentant une faible fraction de l'individu primitif, l'individu régénéré, constitué presque en entier par des tissus de nouvelle formation, possède les mêmes potentialités évolutives qu'un individu jeune produit par voie sexuée. La régénération équivaut dans ce cas, du point de vue du rajeunissement de l'organisme, à un phénomène de *reproduction asexuée*.

### 3. Régénération.

J'essaierai ici, d'une part de situer mes principaux résultats dans le cadre général des problèmes de la régénération et, d'autre part, de résumer ma propre conception des phénomènes morphogénétiques dans la régénération chez les Planaires.

Les phénomènes de régénération posent, à mon avis, trois problèmes principaux : 1° De quels facteurs dépend l'existence même du *pouvoir régénérateur* dans un organe ou chez une espèce animale déterminée ? 2° Quelles sont les lois qui président à la *croissance* des parties en régénération ? 3° Quels sont les facteurs qui déterminent la *différenciation des régénérats* ?

#### a) *Le pouvoir régénérateur.*

Un facteur primordial du pouvoir régénérateur est évidemment la présence de cellules indifférenciées ou la possibilité d'apparition de telles cellules par dédifférenciation. Cette con-

dition d'ordre *histologique*, si elle est nécessaire, ne semble cependant pas suffisante. Pour les Planaires, elle est en effet toujours remplie, chez toutes les espèces et à tous les stades du développement, et, cependant, le pouvoir régénérateur peut, dans certains cas, être limité ou même disparaître complètement.

Chez *Pl. gonocephala*, le pouvoir régénérateur existe dans toutes les régions du corps et subsiste à tous les stades du développement, mais il subit des variations d'ordre *quantitatif* : le temps nécessaire à la différenciation de la tête et la fréquence des régénérations anormales augmentent progressivement lorsque la section est déplacée des régions antérieures aux régions postérieures du corps et lorsqu'on s'adresse à des individus de taille de plus en plus grande. Ces deux phénomènes se traduisent, dans les régions postérieures des gros individus, par un affaiblissement très net de ce qu'on appelle globalement le pouvoir régénérateur. Or, c'est précisément dans les régions postérieures du corps que le pouvoir régénérateur disparaît complètement chez certaines espèces de Planaires de grande taille, comme *Dendrocœlum lacteum* et les Planaires marines. Il y a donc lieu de penser que les causes en jeu sont les mêmes dans les deux cas.

A quelles causes peut-on attribuer les variations quantitatives et continues du pouvoir régénérateur ? Selon CHILD, les régénérations anormales seraient dues à une inhibition du métabolisme des régénérats par celui des parties anciennes. Ce n'est là qu'une hypothèse, et certaines de mes observations la rendent difficilement acceptable sous cette forme précise. Je pense pouvoir suggérer ici une interprétation basée sur des considérations d'un autre ordre.

D'après mes observations (Chap. IV), le retard apporté à la différenciation de la tête aux niveaux postérieurs du corps est dû aux faits suivants : les régénérats des niveaux postérieurs croissent sensiblement avec la même vitesse que ceux des niveaux antérieurs, bien qu'ils doivent finalement représenter des parties plus étendues ; la première différenciation de la tête ne pouvant se faire que sur une longueur déterminée de régénérat, qui est la même à tous les niveaux, elle se produit plus tard aux niveaux postérieurs.

Ainsi, le fait essentiel serait une certaine *discordance dans la marche des phénomènes de croissance et de différenciation*, si l'on admet cette hypothèse qu'une partie exige pour se différencier, — peut-être même pour être « déterminée », — une certaine masse minimum caractéristique de tissus régénérés. La différenciation d'une partie est d'autant plus retardée qu'elle exige une plus grande étendue de tissus et que la croissance du régénérat est plus lente.

Or, *la différenciation d'un régénérat ne semble pas pouvoir être retardée au delà d'une certaine limite*. L'observation montre en effet que les fragments où la différenciation est exceptionnellement retardée sont précisément ceux qui régénèrent des têtes anormales par le nombre ou la structure des yeux. Je rappellerai également ici que, dans le cas de la régénération de fragments limités par une section sagittale, l'œil qui correspond à la moitié du corps manquante ne peut se différencier que lorsque cette moitié a été restituée par régénération latérale : sa différenciation est donc nécessairement retardée ; or, en fait, elle est souvent anormale. Si, par une section transversale, on provoque alors la constitution d'un nouveau régénérat, l'œil s'y différencie normalement (Chap. VI, expériences 36 et 38).

J'ajouterai que la contraction musculaire provoquée par la section peut amener une fermeture plus ou moins complète de la plaie, qui retarde la croissance du régénérat ou même l'empêche totalement. Certains cas de non différenciation, mais non tous, relèvent de cette explication.

Quant à l'affaiblissement du pouvoir régénérateur chez les individus de grande taille, il consiste essentiellement en une diminution progressive dans la quantité relative de nouveaux tissus produite (Chap. V, 1). Ce phénomène est à rapprocher des faits de « dysharmonie » qui caractérisent la croissance et dont il a été question précédemment.

#### b) *Les lois de la croissance des parties régénérées.*

La première étape de la régénération est toujours la constitution d'un *régénérat* nettement distinct des parties anciennes. Les remaniements morphologiques désignés par le terme de *morphallaxis* ne se produisent que secondairement. L'observa-

tion de la marche de la régulation dans les fragments des différents niveaux (Chap. IV, 1, c), et l'étude de la seconde régénération dans les différentes parties de ces fragments (Chap. V, 3) m'ont montré que les phénomènes de *morphallaxis* se produisaient à partir des régénérats et progressaient d'avant en arrière. On peut les comparer à une sorte de *digestion* des parties anciennes par le régénérat antérieur.

La vitesse de croissance des régénérats diminue depuis le début de la régénération.

La loi suivant laquelle la régénération est d'autant plus active qu'une plus grande portion de l'organisme a été réséquée ne s'applique pas à la régénération de la tête chez les Planaires, pas plus qu'en général à la mise en place de l'organe le plus distal dans le sens de la régénération. Cette loi s'applique au contraire aux stades ultérieurs de la régénération, qui aboutissent à la mise en place des organes intercalaires (Chap. IV, 1, b).

La conception soutenue par J. LÖB sous le nom de *relation de masses*, suivant laquelle la croissance des régénérats serait déterminée par la quantité de substances nutritives contenues dans les parties anciennes, ne peut s'appliquer à la régénération des Planaires. On a vu en effet que ni la taille des fragments (Chap. IV, 2), ni l'état de nutrition de l'organisme avant l'opération (Chap. V, 2) n'avaient une influence prédominante sur le temps nécessaire à la régénération de la tête ou sur la taille des régénérats.

### c) *Les facteurs de la différenciation des régénérats.*

*A priori*, la différenciation des régénérats peut être, comme la différenciation des ébauches dans l'ontogénèse, soit *spontanée*, soit *provoquée*. En fait, les deux thèses : autodifférenciation des régénérats, différenciation provoquée par la base, ont été soutenues toutes deux.

La thèse de la *différenciation provoquée* a été défendue par GUYENOT et ses collaborateurs dans leurs travaux sur les Amphibiens. Selon ces auteurs, les régénérats n'auraient pas au début de leur développement de potentialités fixées. Leur différenciation serait *déterminée* par une influence émanée des tissus

anciens. GUYÉNOT (1927) est alors conduit à distinguer dans l'organisme adulte un certain nombre de *territoires*, différant par leurs potentialités morphogénétiques, et capables d'imposer ces potentialités aux régénérats qu'ils supportent.

La différenciation d'un régénérat dans un *territoire* donné pose encore un autre problème. On doit en effet se demander pourquoi dans un organe comme un membre d'Amphibien, sectionné à différents niveaux, la régénération ne reproduit pas toujours un membre complet, mais ne restitue que les parties manquantes. GUYÉNOT et BISCHLER (1926), étudiant la régénération des différentes parties du squelette du membre chez le Triton, concluent que les potentialités régénératrices varient d'un segment à l'autre, chaque segment ayant la potentialité de régénérer les segments plus distaux, mais non son propre squelette, — et, on pourrait ajouter, — ni le squelette des parties plus proximales du même « territoire ». On serait donc amené à décomposer le territoire membre en un certain nombre de *territoires secondaires, ayant des potentialités différentes, croissant progressivement à partir de l'extrémité distale*.

Dans quelle mesure ces notions trouvent-elles leur application dans le cas des Planaires ? On a vu que la *tête* des Planaires, présentant des potentialités régénératrices limitées, pouvait être considérée comme constituant un territoire morphogénétique défini. Par contre, toute autre partie du corps est susceptible de différencier par régénération toutes les autres parties, y compris la tête. L'ensemble du corps, séparé de la tête, ne constitue donc qu'un *seul territoire*.

Quant au problème de la différenciation dans les limites mêmes de ce territoire, il se pose, chez les Planaires, d'une façon plus complexe que chez les Amphibiens. En effet, chaque niveau du corps peut régénérer dans *deux directions*, suivant qu'il constitue la limite antérieure ou postérieure d'un fragment, et il différencie suivant le cas, soit une extrémité antérieure, soit une extrémité postérieure.

D'autre part, il résulte de toutes mes observations que, — si l'on met à part les phénomènes de « morphallaxis », dont j'ai rappelé plus haut la vraie signification, — les parties anciennes conservent dans l'individu régénéré la place qu'elles occupaient dans l'individu primitif. Il en résulte que, si l'on envisage la

régénération antérieure, les potentialités des parties anciennes croissent de la tête vers la queue, tandis que du point de vue de la régénération postérieure elles diminuent au contraire dans le même sens. On voit que la distinction de territoires secondaires à potentialités croissantes ne pourrait fournir dans ce cas une interprétation satisfaisante des faits.

CHILD a proposé des phénomènes morphogénétiques de la régénération chez les Planaires une interprétation qui fait intervenir à la fois des phénomènes de différenciation spontanée et de différenciation provoquée. Cette interprétation repose sur les deux points fondamentaux suivants : 1° la différenciation de la tête est spontanée ; 2° à partir de la tête jusqu'à l'extrémité postérieure, chaque portion du corps est capable de déterminer la différenciation des parties plus postérieures, mais n'a pas d'influence sur les parties plus antérieures.

CHILD appuie son hypothèse de l'*autodifférenciation de la tête* sur les arguments suivants :

1° Les fragments de très petite taille, dans lesquels la proportion de tissus anciens est très faible, ne différencient que des têtes et produisent des formes bipolaires. J'ai montré qu'en réalité, même dans les petits fragments qui régénèrent des formes bipolaires, la masse des parties anciennes ne pouvait être négligée, et que ces parties manifestaient leur influence sur les têtes régénérées (Chap. IV, 2).

La seule démonstration irréfutable de la différenciation spontanée de la tête consisterait à obtenir cette différenciation dans des régénérats isolés de leur base. J'ai essayé à maintes reprises, mais toujours vainement, de réaliser cette expérience : les régénérats, même assez avancés, ne semblent pas susceptibles de subsister isolément. La transplantation des régénérats ne permet pas de résoudre la question, car il n'existe pas chez les Planaires de territoire neutre, dépourvu par lui-même de potentialités morphogénétiques, sur lequel on pourrait effectuer la transplantation. H. GEBHARDT (1926), qui a réalisé cette transplantation, n'a pu recueillir aucune donnée bien concluante.

2° CHILD a tiré un autre argument en faveur de sa thèse du fait qu'à tous les niveaux du corps la différenciation du régéné-

rat débute toujours par la mise en place de la tête. Ce fait est exact, si l'on n'envisage que la régénération à partir de sections transversales complètes, mais, même dans ce cas, les modalités de la différenciation dépendent essentiellement du niveau de la section (Chap. IV, 1).

D'autre part, j'ai déjà insisté à plusieurs reprises sur le fait que la différenciation des parties régénérées se faisait toujours en fonction de la nature des organes anciens représentés dans le fragment. En particulier, dans des fragments limités à la fois par des sections transversales et longitudinales (Chap. VI, 1, *b*), la section transversale antérieure ne régénère que la fraction de la tête correspondant aux parties anciennes. J'ajouterai encore que lorsqu'on étudie la régénération chez des individus de différentes tailles (Chap. V, 1), on constate que la taille du régénérat et celle de la tête différenciée sont réglées uniquement par la taille de l'individu dont proviennent les tissus anciens du fragment.

Tous ces faits, que j'ai mis en évidence, démontrent manifestement *l'influence directrice qu'exercent les parties anciennes sur la différenciation des régénérats*.

Mes expériences permettent de préciser les modalités de cette action des parties anciennes sur la différenciation des régénérats.

Tout d'abord, l'analyse expérimentale de la production des formes bipolaires (Chap. IV, 2) m'a montré que la nature des parties régénérées (extrémité antérieure ou postérieure) était *déterminée* irréversiblement 3 ou 4 jours après la section. Les expériences de seconde régénération à partir de jeunes régénérats (Chap. V, 3) confirment cette notion.

Les parties anciennes influençant le régénérat qui se développe le long de la section antérieure d'un fragment sont limitées à une *tranche très courte* voisine de la section. En effet, toutes les caractéristiques de la régénération (temps de différenciation des yeux, etc.) dépendent du niveau intéressé par la section, mais sont indépendantes de la présence ou de l'état des autres parties du corps (Chap. IV, 2).

Les régénérats postérieurs peuvent subir par contre l'influence d'une tranche un peu plus longue, comme si, confor-

mément aux vues de CHILD, l'influence morphogénétique se propageait plus facilement d'avant en arrière.

Si, par suite de la faible longueur du fragment, le régénérat postérieur n'est influencé que par une tranche très courte de tissus anciens, il se différencie en une tête, comme un régénérat antérieur : on obtient alors une *forme bipolaire*.

Quant au problème de la différenciation dans les limites de chaque régénérat, il reste évidemment une des énigmes des phénomènes de régénération. Pourquoi les parties régénérées se raccordent-elles aux parties anciennes ? Je pense qu'une conception de la différenciation axiale basée sur l'hypothèse d'une variation *quantitative, continue et de même sens*, pour un phénomène dont la nature profonde est encore à déterminer, outre qu'elle est suggérée par de nombreux faits expérimentaux, est la plus susceptible de fournir une interprétation satisfaisante.

J'ai été conduit à admettre (Chap. IV, 1) que chaque régénérat représentait d'emblée tous les « niveaux » axiaux manquants, les parties anciennes conservant leur spécificité. La différenciation de ces niveaux débute par l'extrémité distale du régénérat, et se poursuit progressivement à partir de cette extrémité pour s'arrêter aux niveaux déjà représentés dans les tissus anciens.

Les résultats de mes expériences, en révélant les propriétés particulières des différentes parties de l'organisme, conduisent à une conception de l'*individualité*, qui se rapproche beaucoup de celle qui a été imaginée par CHILD dans sa théorie des « gradients axiaux ».

Le corps d'une Planaire doit être considéré comme constitué, suivant son *axe antéro-postérieur*, par la superposition d'une série de *niveaux*, — théoriquement en nombre infini — ayant chacun des propriétés intrinsèques particulières, qu'il tend à conserver dans un fragment isolé. *Cette différenciation axiale se superpose à la différenciation morphologique, mais elle existe même là où il n'y a pas de différences anatomiques ou histologiques appréciables*. Elle semble être plutôt d'ordre physiologique, peut-être d'ordre chimique, mais je ne pense pas avec CHILD qu'elle puisse être représentée par un facteur

aussi éminemment variable que l'est l'intensité du métabolisme respiratoire.

Les caractères intrinsèques des niveaux se traduisent par des *variations*, — qui sont *continues et de même sens d'une extrémité à l'autre de l'axe antéro-postérieur*, — pour des phénomènes qu'on peut évaluer quantitativement : vitesse de croissance propre de chaque niveau dans le développement normal (Chap. II, 1), vitesse de différenciation de la tête dans la régénération, proportions de la tête régénérée, fréquence des régénérations anormales, fréquence des formes bipolaires dans les fragments courts (Chap. IV).

L'étude de la régénération latérale (Chap. VI, 1) révèle l'existence d'une différenciation du même ordre selon l'*axe transversal* du corps. Les deux différenciations peuvent d'ailleurs interférer en quelque sorte l'une avec l'autre : ainsi (expériences 39 et 40), la régénération latérale est plus lente aux niveaux postérieurs qu'aux niveaux antérieurs de l'axe longitudinal du corps.

---

## RÉSUMÉ DU MÉMOIRE

Dans les deux premiers chapitres de ce mémoire, j'étudie le développement post-embryonnaire complet de *Planaria gonocephala*. Dans le 1<sup>er</sup> chapitre, j'envisage la croissance pondérale et je montre que la capacité de croissance de l'organisme dans des conditions extérieures déterminées diminue progressivement au cours même de la croissance.

Les conditions de nutrition et de température influent non seulement sur la rapidité de la croissance, mais aussi sur le poids maximum que l'animal est susceptible d'atteindre. J'ajouterai que les données expérimentales sur la croissance pondérale des Invertébrés autres que les Arthropodes sont encore très peu nombreuses.

Dans le chapitre II, je montre qu'au cours de son développement post-embryonnaire, l'individu ne reste pas morphologiquement semblable à lui-même, et j'attire l'attention sur des phénomènes de « dysharmonie » qui peuvent être mis en relation avec la diminution du pouvoir de croissance.

L'achèvement de la croissance est suivi, à toutes les températures, de la ponte des cocons, dont j'étudie les modalités. Avec la ponte commence une période de la vie que je considère, à la suite d'élevages prolongés dans des conditions extérieures constantes, comme une période de *sénilité*. J'ai pu préciser quelles étaient les manifestations de la sénilité chez *Pl. gonocephala* : une de ces manifestations les plus remarquables est l'apparition d'yeux surnuméraires.

Dans le chapitre III, j'envisage le problème du *rajeunissement* des individus par le jeûne et la régénération. Certaines caractéristiques morphologiques ou physiologiques (taille cellulaire, proportions des différentes parties du corps, vitesse de régénération) sont liées à la taille actuelle de l'individu et se retrouvent identiques chez des animaux réduits par le jeûne et chez des animaux de même taille en voie de croissance.

Au contraire, les vrais caractères de sénilité ne disparaissent pas sous l'influence du jeûne. L'organisme réduit par le jeûne est bien capable d'un nouveau développement, mais sa croissance est moins rapide et cesse plus tôt que chez un individu normal.

Le développement d'un individu produit par régénération est plus comparable à celui d'un individu produit par voie sexuée. Il l'est d'autant plus que le fragment qui a régénéré représentait une fraction plus faible de l'individu primitif.

La 2<sup>e</sup> partie de ce mémoire est consacrée à l'étude expérimentale de la régénération. J'ai étudié systématiquement la régénération dans des fragments très variés par leur forme, leur taille, leur situation dans l'individu primitif.

Certaines caractéristiques de la régénération de la tête, comme le temps nécessaire à la différenciation des yeux, la vitesse de croissance des régénérats, les proportions de la tête différenciée, sont indépendantes de la taille

des fragments et sont essentiellement fonction du niveau occupé par la section sur l'axe antéro postérieur de l'individu primitif. Ces faits, en même temps qu'ils démontrent l'influence des parties anciennes sur la différenciation des régénérats, conduisent à admettre l'existence d'une différenciation des parties de l'individu, existant même là où il n'y a pas de différenciation morphologique ou histologique décelable. Ils suggèrent ainsi une conception de l'individualité ayant quelque analogie avec la théorie des « gradients axiaux » de Child.

Je propose également dans le chapitre IV une interprétation de la production des formes bipolaires hétéromorphiques, et je montre que la différenciation des régénérats est « déterminée » irréversiblement peu de jours après la section, sous l'influence des parties anciennes du fragment.

Dans le chapitre V, je compare la régénération dans des fragments prélevés sur des individus de tailles différentes. L'activité de la régénération diminue progressivement lorsque la taille augmente. Les conditions de nutrition ont peu d'influence sur la rapidité de la régénération. La température a une influence considérable. En sectionnant à nouveau des fragments en voie de régénération, j'ai pu préciser la signification des phénomènes de « morphallaxis ».

Dans le chapitre VI, j'envisage la régénération dans des fragments limités par des sections longitudinales ou obliques. Les résultats conduisent à admettre l'existence, dans le sens transversal, d'une différenciation de l'individu semblable à celle qui existe le long de l'axe longitudinal. On doit en conclure aussi que la différenciation des régénérats s'accomplit en fonction des parties différenciées de l'individu primitif présentes dans le fragment, parties qui tendent à conserver la même situation dans l'individu régénéré.

Enfin, dans mes conclusions, j'ai discuté la signification de mes résultats du point de vue des problèmes morphogénétiques de la régénération en général.

---

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1927. ABELOOS (M.). — Sur la perte de poids des Planaires (*Pl. gonocephala* Dugès) en régénération à différentes températures. *C. R. Soc. de Biol.*, 96, p. 923.
1927. ABELOOS (M.). — Les théories de la polarité dans les phénomènes de régénération, *Biological Reviews*, vol. 2.
1927. ABELOOS (M.). — Les corrélations organiques et les théories de C. M. Child *Rev. gén. des Sciences*, 37, p. 393.
1928. ABELOOS (M.). — Sur la dysharmonie de croissance chez *Planaria gonocephala* Dugès et sa réversibilité au cours du jeûne. *C. R. Soc. de Biol.*, 98, p. 917.
1929. ABELOOS (M.). — Les facteurs déterminant la ponte des cocons chez *Planaria gonocephala* Dugès *Bull. de la Soc. Zool. de France*, 54, séance du 11 juin 1929.
1929. ABELOOS (M.) et LECAMP (M.). — Sur la taille des cellules épithéliales tégumentaires au cours de la croissance et au cours du jeûne chez les Planaires. *C. R. Soc. de Biol.*, 101, p. 899.
1901. BARDEEN. — On the physiology of the *Planaria maculata*. *Amer. Journ. Physiol.*, 3.
1926. BISCHLER (V.). — L'influence du squelette dans la régénération, et les potentialités des divers territoires du membre chez *Triton cristatus*. *Rev. suisse de Zool.*, 33.
1924. CHAMPY (CH.). — Sexualité et hormones, Paris.
1906. CHILD (C. M.). — The relation between regulation and fission in *Planaria*. *Biol. Bull.*, 11.
1907. CHILD (C. M.). — An analysis of form-regulation in *Tubularia*. III. Regional and polar differences in the relation between primordium and hydranth. *Arch. f. Entwmech.*, 23.
1915. CHILD (C. M.). — Individuality in organisms, Chicago.
1924. DAWYDOFF (C.). — Sur le retour d'une Némerte *Lineus lacteus* en inanition à un état embryonnaire. *C. R. Acad. des Sciences*, 179, p. 1222.
1899. DRIESCH. — Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. II. Quantitative Regulationen bei der Reparation der *Tubularia*. *Arch. f. Entwmech.*, 9.
1909. DURBIN (M. L.). — An analysis of the rate of regeneration throughout the regenerative process. *Journ. of exp. zool.*, 7.
1909. ELLIS (M. M.). — The relation of the amount of tail regenerated to the amount removed in tadpoles of *Rana clamitans*. *Journ. of exp. zool.*, 7.
1925. FAURÉ-FRÉMIET (E.). — La cinétique du développement. *Les problèmes biologiques*, Paris.

1926. GEBHARDT (H.). — Untersuchungen über die Determination bei Planarienregeneration. *Arch. f. Entwmech.*, 107, p. 684.
1925. GÖTSCH (W.). — Regeneration und determination. *Biol. Zentralbtt.*, 45.
1927. GUYÉNOT (E.). — Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles : détermination et potentialités des régénérats. *Rev. suisse de zool.*, 34, p. 127.
1897. HESSE (R.). — Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladien Turbellarien. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, 62.
1927. HUXLEY (J. S.). — Further work on heterogonic growth. *Biol. Zentralbtt.*, 47, p. 151.
1924. HYMAN (L. H.), WILLIER (B. H.) et RIFENBURGH (S. A.). — Physiological studies on *Planaria*. VI. A respiratory and histochemical investigation of the source of the increased metabolism after feeding. *Journ. of exp. Zool.*, 40.
1897. JANICHEN (E.). — Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, 62.
1927. KOLLMANN (M.). — Courbes de croissance du bourgeon de régénération caudale des Batraciens. *C. R. Soc. de Biol.*, 96, p. 309.
1927. KORSCHULT (E.). — Regeneration und Transplantation. I Band : Regeneration, Berlin.
1911. LANG (P.). — Über Regeneration bei Planarien. *Arch. f. mikr. Anat.*, 79, p. 361.
1913. LANG (P.). — Experimentelle und histologische Studien an Turbellarien. *Arch. f. mikr. Anat.*, 82, p. 257, p. 339.
1926. LEB (J.). — Les bases physico-chimiques de la régénération (*Traduit par H. MOUTON*), Paris.
1898. MORGAN (T. H.). — Experimental studies of the regeneration of *Planaria maculata*. *Arch. f. Entwmech.*, 7, p. 364.
1901. MORGAN (T. H.). — Growth and regeneration in *Planaria lugubris*. *Arch. f. Entwmech.*, 43, p. 179.
1901. MORGAN (T. H.). — Regeneration. *Columbia Univ. Biol. Series*, New-York.
1903. MORGAN (T. H.). — The control of heteromorphosis in *Planaria maculata*. *Arch. f. Entwmech.*, 47, p. 683.
1906. MORGAN (T. H.). — The physiology of regeneration. *Journ. of exp. Zool.*, 3, p. 457.
1909. MORGULIS (S.). — Contributions to the physiology of regeneration. I. Experiments on *Podarke obscura*. *Journ. of exp. Zool.*, 7, p. 595.
1918. OLMSTED (J.-M.-D.). — The regeneration of triangular pieces of *Planaria maculata*. A study in polarity. *Journ. of exp. Zool.*, 25.
1924. POPOFF (M.) et PETKOFF (P.). — Versuche zur Beschleunigung der Wundregeneration an *Planaria gonocephala*. *Zellstimulationsforschung*, 1, p. 56.
1922. PRENANT (M.). — Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes. *Arch. de Morph. gén. et exp.*
1897. RANDOLPH (H.). — Observations and experiments on regeneration in Planarians. *Arch. f. Entwmech.*, 5, p. 352.
1924. RUSTIA (C.-P.). — The control of biaxial development in the reconstitution of pieces of *Planaria*. *Journ. of exp. Zool.*, 42.

1909. SCOTT (G.-G.). — Regeneration in *Fundulus* in relation to the size of the fish. *Biol. Bull.*, 17.
1908. STEINMANN (P.). — Untersuchungen über des Verhalten des Verdauungssystems bei der Regeneration der Tricladen. *Arch. f. Entwmech.*, 25, p. 523.
1926. STEINMANN (P.). — Prospektive Analyse von Restitutionsvorgängen : I. Die Vorgänge in Zellen, Geweben und Organen während der Restitution von Planarienfragmenten. *Arch. f. Entwmech.*, 108.
1907. STEVENS (N.-M.). — A histological study of regeneration in *Planaria simplicissima*, *Pl. maculata* and *Pl. morgani*. *Arch. f. Entwmech.*, 24, p. 350.
1905. STOPPENBRINK (F.). — Der Einfluss herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.*, 79.
1928. TEISSIER (G.). — Croissance des populations et croissance des organismes. *Ann. de Physiologie et de Physicochimie biologique*, 3, p. 342.
1925. TERROINE (E.-F.) et ZUNZ (E.). — Le métabolisme de base. *Les problèmes biologiques*, Paris.
1921. VANDEL (A.). — Recherches expérimentales sur les modes de reproduction des Planaires Triclades paludicoles. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 55.
1925. VANDEL (A.). — *Planaria subtentaculata* Drap. n'est qu'une race asexuée de *Pl. gonocephala* Dugès. *Bull. Biol. de la France et de la Belgique*, 59.
1917. ZELENY (Ch.). — The effect of degree of injury, level of cut and time within the regenerative cycle upon the rate of regeneration. *Proceed. of the Nat. Acad. of Sciences of U. S. A.*, 3, p. 211.
1915. ZWEIBAUM (J.). — La régénération des ovaires chez *Polycelis nigra* Ehrenb., *Arch. f. Entwmech.*, 41, p. 430.

## DEUXIÈME THÈSE

---

### PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

- Le Métamorphisme.
- Les pigments végétaux du groupe du carotène et du lycopène.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 12 juillet 1929,

*Le Doyen de la Faculté des Sciences,*  
CH. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

*Le Recteur de l'Académie de Paris,*  
S. CHARLÉTY.









